БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

Том 21 1936 № 3

СОДЕРЖАНИЕ



УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ — БИОМЕДГИЗ — ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1936 МОСКВА

Journal Botanique de l'URSS

Tome 21 | 1936 | № 3

SOMMAIRE

Ботанический журнал СССР

Том 21 | 1936 | № 3

Journal botanique de l'URSS

Tome 21 | 1936 | № 3



УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ—ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ (ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ)—1936

А. ИМШЕНЕЦКИЙ

Влияние продуктов жизнедеятельности дрожжей на их половой процесс и спорообразование

С 3 рисунками

(Получено 2/IX 1935)

Условия, при которых наступает спорообразование у дрожжей, были выяснены классическими исследованиями Ганзена (Hansen) в конце прошлого столетия. Резюмирую их кратко. Для получения спор дрожжи должны быть молодыми, выросшими на среде, содержащей достаточное количество питательных веществ; поверхность субстрата должна быть влажной, хорошо аэрируемой, температура оптимальной для спорообразования данного вида. Среди этих условий нет указаний на истощение питательной среды, хотя Клебс (Klebs) и утверждал, что голодание вызывает образование спор у дрожжей. Ганзен занял иную позицию в этом вопросе, считал, что недостаток питательных веществ не может привести к спорообразованию, однако в то же время он придавал известное значение резкому переходу от избыточного питания к голоданию. Изменив форму гипсовых блоков, предложенных Энгелем (Engel) в 1872 г., Ганзен разработал общеизвестную методику, обеспечивающую достаточную влажность и аэрацию поверхности, на которую помещаются дрожжи.

Наши представления о физиологии спорообразования в течение последующего периода подверглись некоторым изменениям. Большинство способов, предложенных в конце прошлого и начале этого столетия, имели целью получение спор у представителей рода *Saccharomyces*. Описание новых родов дрожжей и детальное изучение биологии относящихся к ним видов привело к ревизии универсальных методов получения спор. Способы, вполне оправдавшие себя по отношению к *Saccharomyces*, для некоторых других дрожжевых грибков оказались мало пригодными. Так, уже в 1906 г. Клёкер (Klöcker) подчеркивал, что *Zygosaccharomyces*, *Schizosaccharomyces* и *Saccharomycopsis* скорее и в большем количестве дают споры на сусло-желатине и моркови, чем на гипсовых блоках. Проведенная мной сравнительная оценка спорообразования у 5 видов *Zygosaccharomyces* на различных средах подтвердила наблюдения Клёкера — споры на сусло-агаре и сусло-желатине появлялись скорее и их было больше, чем на гипсовых блоках или среде Городковой. Обильное спорообразование у осмофильных *Zygosaccharomyces* на средах с медом описывают также канадские микробиологи Лахэд и Герон (Lachhead and Heron). В недавно опубликованной работе Щерба-

кова и Поповой клетки *Schizosaccharomyces mosquensis* n. sp. с трудом давали споры на гипсовых блоках и хорошо спорулировали на желатине. Все эти наблюдения говорят о необходимости учитывать, при изучении физиологии спорообразования, индивидуальные особенности дрожжей. Для дрожжевых грибков, обильно спорулирующих на средах, содержащих значительное количество сахаров, вопрос о голодании как о факторе, вызывающем спорообразование, повидимому, отпадает. На этих средах споры часто появляются в молодых культурах, и таким образом предположение об истощении субстрата мало вероятно. Таким образом у некоторых дрожжей образование спор неразрывно связано с циклом их развития, и на питательных средах, наиболее благоприятных для размножения, скорее наступает и образование спор. Отмечу, что к этим дрожженым грибкам относится род *Zygosaccharomyces* и *Schizosaccharomyces*, у которых существует половой процесс.

В исследованиях по физиологии спорообразования у дрожжей много внимания уделяется влиянию различных источников углеродистого и азотистого питания на образование спор [Тулло, Цикес, Саито, Вагнер, Охман (Tullo, Zikes, Saito, Wagner, Ochman) и др.] Из этих исследований остановимся только на работе Вагнера, изучавшего действие различных сахаров на спорообразование у некоторых видов *Saccharomyces* и *Schizosaccharomyces*. Им было установлено, что дрожжи, выросшие на средах, содержащих сбраживаемые сахара, дают большее количество спор, чем при культивировании их на средах с сахарами, которые данный вид не сбраживают. Высокие концентрации сахаров давали бóльший эффект, чем низкие, и следовательно здесь существует связь между количеством образующихся продуктов брожения и интенсивностью споруляции. Существенно, что еще Гансен высказал предположение о том, что накопление в среде токсических веществ, выделяемых дрожжевыми клетками, одна из причин образования спор.

Все это побудило нас изучить влияние собственных продуктов жизнедеятельности на половой процесс и спорообразование у дрожжей. Предварительно несколько замечаний о методике.

Методика

Опыты были проведены с *Zygosaccharomyces mandshuricus* (Saito), *Zygosaccharomyces* № 3, выделенном мною из меда, *Saccharomycodes Ludwigii* (Hansen) и *Nadsonia elongata* (Конокотина). Выбор организмов был обусловлен их способностью давать споры на обычном сусло-агаре. Каждый из этих видов засевался в колбы с пивным суслом (7° Ball pH=5,8), которые в дальнейшем находились в термостате при 25°. Через 19—20 дней содержимое колб фильтровалось через стерильный бумажный фильтр, и фильтрат добавлялся к расплавленному и несколько остывшему сусло-агару в пробирках. После тщательного смешивания среда скашивалась, и на нее производились посевы. Фильтрат прибавлялся к среде в количестве 5 или 20%. Контрольные посевы производились на обычный сусло-агар и так же, как и опытные, сохранялись при 25°. Регистрация результатов была основана не на подсчете количества возникших сумок, а на сроках начала копуляции и образования спор. Вначале было установлено, с какой быстротой на сусло-агаре при 25° наступают те морфологические изменения, которые завершаются образованием зрелых спор. Выяснение этих сроков для каждого вида в отдель-

ности облегчило в дальнейшем оценку тех последовательных изменений в форме и структуре клеток, которые наблюдались в культурах на сусло-агаре, содержащем продукты жизнедеятельности дрожжей. Этот способ дает более надежные результаты, так как колебания в количестве образовавшихся асков имеют значение только тогда, когда они значительны. Небольшие же отклонения могут зависеть от толщины слоя сусло-агара, неравномерности посева, количества конденсационной воды (аэрация) и других моментов. Итак критерием была продолжительность периода времени, протекавшего от посева до начала спорообразования.

Результаты исследований

Культуры *Zygosaccharomyces mandshuricus*, выросшие на сусло-агаре с добавлением фильтрата, по своему внешнему виду ничем

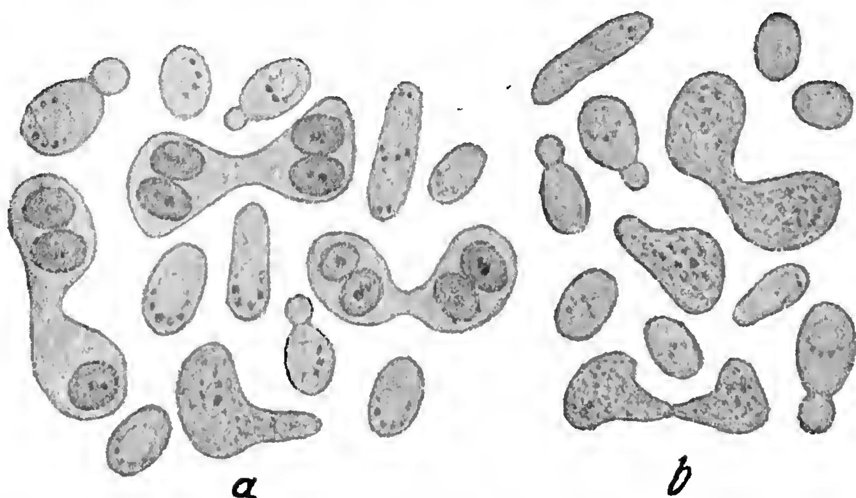


Рис. 1.

не отличались от контрольных. Интенсивность роста была также одинаковой. Дрожжевые клетки в течение первых 36 часов роста как в опытных, так и в контрольных посевах, имели одну и ту же форму и строение. Но уже в 48-часовых культурах существует резкая разница в морфологии клеток, так как в культурах на сусле с фильтратом имелись клетки треугольной формы с зернистым содержимым и дрожжи с копуляционными отростками (клювиками). Появление этих клеток в культуре *Zygosaccharomyces mandshuricus* указывает на начало морфологических изменений, предшествующих копуляции. В контрольных посевах эти клетки отсутствовали. Через 72 часа после посева в опытных пробирках много копулирующих клеток и типичных для этого вида сумок, содержащих 3—4 споры. Копуляция носит изогамный характер и, после того как содержимое клеток сливается, возникают споры обычных размеров и формы. Остальные не копулирующие дрожжи содержат несколько бóльшее количество жира и имеют более крупные вакуоли, чем в контроле. В культурах того же возраста на сусло-агаре без фильтрата сумок со спорами нет совершенно, и только изредка встречаются клетки, соединившиеся копуляционными отростками,—начало полового про-

цесса. На рис. 1 изображены дрожжи из опытного (*a*) и контрольного (*b*) посева. Таким образом добавление в питательную среду использованного субстрата стимулирует копуляцию и спорообразование у *Zygosaccharomyces mandshuricus*. Возраст культур, указанный в часах, абсолютного значения не имеет, так как при более медленном росте дрожжей период, предшествующий спорообразованию, удлиняется. Расхождение в сроках начала копуляции в этих условиях еще более резко выражено, в чем можно убедиться, производя систематические наблюдения над культурами, находившимися не в термостате, а при комнатной температуре.

Исследования были продолжены с *Nadsonia elongata* (Конокотина). Этот вид дрожжей отличается своей способностью давать побурение культуры по мере образования спор. Более раннее появ

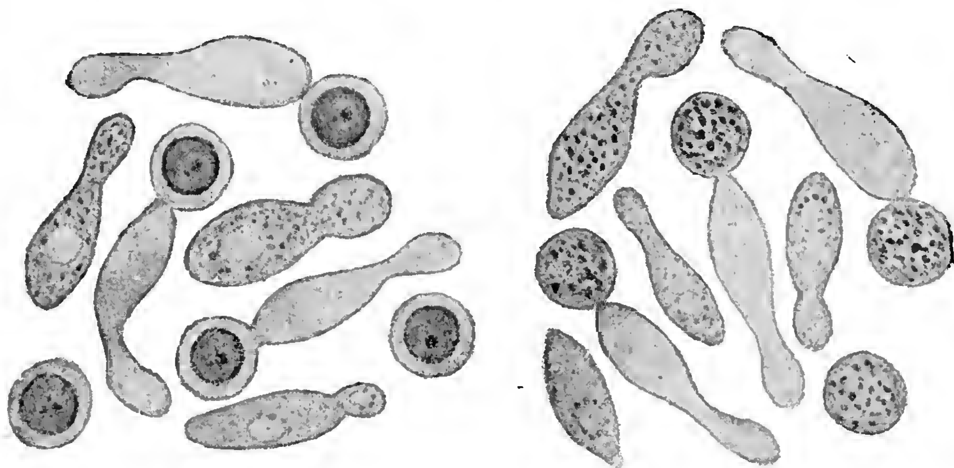


Рис. 2.

ление коричневой окраски культур, наблюдавшееся на сусло-агаре с фильтратом, говорило о стимуляции спорообразования продуктами собственной жизнедеятельности. Морфологический анализ также указывал на сдвиг в сроках начала тех изменений, которые предшествуют образованию спор. В то время как на сусло-агаре имеются только копулирующие клетки, в опытных посевах половой процесс уже закончился, и содержимое обеих клеток перешло во вновь возникшую сумку. Через некоторое время в контроле также появляются сумки с грубо зернистым содержимым, но в это время в культурах на сусло-агаре с фильтратом уже возникли споры, и в каждом аске находится одна вполне сформировавшаяся зрелая спора. Приведенные на рис. 2 клетки *Nadsonia elongata* иллюстрируют изложенное.

Я не буду останавливаться на описании морфологических изменений, наблюдавшихся в аналогичных опытах с *Zygosaccharomyces* № 3 и *Saccharomycodes Ludwigii*. Укажу только, что и у них в этих условиях опыта была также стимуляция спорообразования. Этот эффект зависит от изменения состава питательной среды, наступающего после добавления использованного сусла. Связан ли он с действием только собственных продуктов жизнедеятельности дрожжей или аналогичные результаты могут быть получены при употреблении фильтрата культур дрожжей другого вида? С этой целью было изучено действие фильтрата старой культуры пивных дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*).

Методика исследований та же. Под влиянием продуктов жизнедеятельности *Saccharomyces cerevisiae* у изучавшихся четырех видов дрожжей также наблюдалось сокращение сроков начала споруляции. В частности у *Zygosaccharomyces mandshuricus* в этом случае стимуляция была даже более резкой, чем от собственных продуктов метаболизма.

Итак продукты жизнедеятельности дрожжей способны изменить их темп развития. Нахождение спор в более ранние периоды роста дрожжей говорит о быстром „созревании" культуры в этих условиях. Но изменяются только сроки спорообразования, нет никаких указаний на ненормальность самого процесса—копуляция протекает обычным образом, количество и величина спор та же, что и в контроле.

Сопоставим эти наблюдения с результатами других моих исследований. Пивные дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*), размножаясь в фильтрате старой культуры на сусле, быстро приобретали все характерные признаки старых клеток, т. е. аутоинтоксикация приводила к сокращению индивидуального развития. Структурные особенности, свойственные каждому этапу жизни дрожжевой клетки, быстрее сменяли друг друга, чем это бывает обычно. Аналогичные результаты были получены и с бактериями — добавление к культурам бацилла мочки льна (*Granulobacter pectinovorum*) продуктов метаболизма вызывало появление длинных спириллоподобных форм, типичных для старых культур. Таким образом вышеописанную стимуляцию полового процесса и спорообразования у дрожжей можно рассматривать как реакцию со стороны клеток на искусственно созданные условия существования, приближающиеся к тем, которые возникают естественным путем по мере старения культуры.

Связь, имеющаяся между самоотравлением дрожжей и спорообразованием, дала повод В е л ь т е (Welte) выступить со следующей гипотезой. Дрожжи, по его мнению, в природе не спорулируют, так как они не подвергаются влиянию собственных продуктов жизнедеятельности—постоянно сопутствующие бактерии быстро используют эти продукты. В условиях чистой культуры, где нет явлений метабиоза, происходит накопление токсических веществ, которые и вызывают спорообразование. Хотя в такой постановке вопроса и имеет место переоценка значения аутоинтоксикации, но само предложение заслуживает внимания. Повидимому, самоотравление клеток—одна из причин, способствующих образованию спор. Однако в комплексе условий, необходимых для споруляции, влияние собственных продуктов жизнедеятельности не играет решающей роли, по крайней мере у изучавшихся мною видов. Оно имеет меньшее значение, чем, например, аэрация или оптимальная температура.

Одновременно с изучением влияния фильтратов на спорогенные дрожжи мною была сделана попытка вернуть дрожжам утраченную способность спорулировать, культивируя их на средах, содержащих продукты метаболизма. Две аспорогенных расы *Saccharomyces pastorianus* были посеяны на сусло-агар, содержащий 20% фильтрата двадцатидневной культуры на сусле. На этой среде оба штамма развивались хорошо, но на протяжении 40 дней аски со спорами не могли быть обнаружены ни в одном из посевов.

Установленная стимуляция спорообразования наступала после добавления к среде сбродившего пивного сусла. Не ставя себе задачей выяснение роли отдельных продуктов брожения, я ограничился изучением влияния спирта на спорообразование дрожжей. К расплав-

ленному сусло-агару в пробирках добавлялся 96° спирт в количестве 0,1%, 0,25%, 0,5%, 1% и 2%. Среда скашивалась, и на нее производился посев дрожжей из 48-часовой культуры на сусле. Контрольные посевы на обычном сусло-агаре. Пробирки сохранялись в термостате при 25°.

Уже при первых ориентировочных опытах выяснилось, что небольшие концентрации спирта 0,1%, 0,25% ускоряют спорообразование. Особенно отчетливо это было заметно у *Nadsonia elongata*, так как у этого грибка не только раньше обнаруживались споры, чем в контроле, но сами культуры на средах, содержащих спирт, скорее становились коричневыми. Как оказалось в дальнейшем, такое стимулирующее действие спирта при повышении концентрации последнего сменяется задерживающим влиянием на копуляцию и спорообразование. Интенсивность размножения дрожжей почкованием заметным образом не нарушается — рост культур не отстает от контроля. Это подтверждает наблюдения Надсона и Зеленецкой, установивших, что половое размножение у *Schizosaccharomyces octosporus* более чувствительно к физико-химическим изменениям питательной среды, чем вегетативное. Как стимулирующее, так и тормозящее действие спирта выражено у различных дрожжей в неодинаковой степени. Привожу краткие выдержки из протоколов.

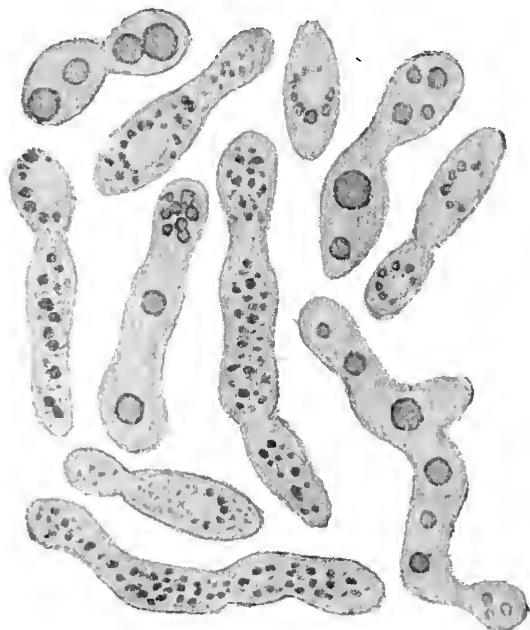


Рис. 3.

Nadsonia elongata. На средах, содержащих 0,1%, 0,25% спирта, споры появляются раньше, чем в контроле. Добавление 1% или 2% спирта значительно задерживает спорообразование. Споры возникают на 3—4 дня позже, чем на обычном сусло-агаре; восьмидневные культуры имеют коричневую окраску, тогда как в опытных посевах рост белый. Одновременно с задержкой копуляции и спорообразования наблюдается изменение формы и структуры клеток. Много удлиненных с неправильными очертаниями форм, иногда образующих цепочки из 4—7 клеток. Они содержат крупные и мелкие капли жира, выполняющие почти всю клетку. Оболочка дрожжей может разрываться, и тогда жир в виде свободных броунирующих капелек находится между клетками. Эти морфологические измерения у *Nadsonia elongata* представлены на рис. 3.

Zygosaccharomyces mandshuricus. Добавление 0,1% спирта к среде не дало заметного эффекта, спирт в количестве 0,25% стимулировал начало копуляции. При концентрации 0,5%—2% тормозящее действие на спорообразование прямо пропорционально концентрации, но менее выражено, чем у *Nadsonia elongata*. На средах с 2%

спирта встречаются цепочки из удлиненных клеток, содержащих много жира. Zygosaccharomyces № 3. Стимуляция наблюдается на средах с 0,25% спирта. Культуры на сусло-агаре с 0,1% и 0,5% не отличаются от контрольных. При более высоких концентрациях спирта (1—2%) лишь незначительная задержка спорообразования. Морфология клеток мало изменена. Этот вид дрожжей оказался наименее чувствительным к спирту.

Saccharomycodes Ludwigii. Спорообразование на средах с 0,1 и 0,25% спирта наступает скорее, чем в контрольных посевах. Концентрации спирта от 0,5—2% задерживают начало образования спор—при 2% на 48—72 часа. Спирт вызывает появление в культуре вакуолизированных с грубо зернистой плазмой клеток, образующих цепочки.

Таким образом токсическое действие спирта подчинено общей закономерности—малые дозы стимулируют, большие угнетают половой процесс и спорообразование дрожжей. Устанавливая зависимость между концентрацией и характером действия спирта, необходимо отметить различную реакцию у отдельных видов. Дрожжи, у которых сильно выражена задержка спорообразования, дают и более отчетливую стимуляцию. Эта индивидуальная чувствительность находит себе отражение и в морфологических изменениях клеток. Одна и та же концентрация спирта у одних видов (*Nadsonia elongata*, *Saccharomycodes Ludwigii*) вызывает появление патологических форм, у других (*Zygosaccharomyces mandshuricus*) этих клеток мало или они отсутствуют совершенно (*Zygosaccharomyces* № 3). Несмотря на то, что при изучении влияния сбродившего сусла и чистого спирта были получены близкие результаты в обоих случаях стимуляции спорообразования, было бы преждевременно считать, что из продуктов брожения только этиловый алкоголь обладает таким действием.

Выводы

1. Продукты собственной жизнедеятельности ускоряют начало копуляции и спорообразования дрожжей.

2. Аутоинтоксикация входит в комплекс причин, вызывающих образование спор у дрожжей.

3. Мелкие концентрации спирта (0,1%, 0,25%) стимулируют, более высокие (1—2%) угнетают спорообразование.

Выражаю благодарность академику Г. А. Надсону за ряд указаний, сделанных им при выполнении данной работы.

Микробиологический институт
Академии Наук СССР. 1935.

Литература

1. Engel. Les ferments alcoholiques. Thése. Paris, 1872.—2. Hansen E. Compt. rend. des trav. du Laborat. de Carlsberg, t. 2, p. 28, 1883.—3. Hansen E. Ibid. t. 2, p. 92, 1886.—4. Hansen E. Ibid., t. 5, p. 70, 1902.—5. Имшенецкий А. Изв. Акад. Наук. № 5, стр. 685, 1934.—6. Имшенецкий А. Микробиология т. III. 4. 1935.—7. Klebs G. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36, S. 94, 1900.—8. Klöcker A. Die Gärungsorganismen. 2. Aufl. Stuttgart, 1906.—9. Lachhead A. and Heron D. Microbiological Studies of honey. Domin. of Canada. Department of Agric. Bull. № 116, 1929.—10. Надсон Г. и Зеленецкая О., Сборник, посвящ. В. Г. Таирову, стр. 231, Одесса, 1925.—11. Ochmann W. Centralb. f. Bakt., Abt. 2, Bd. 86, S. 458, 1932.—12. Saito K. Journ. of the Coll. of Sci. Univ. Tokyo., vol. 39, № 3, 1916.—13. Щербаков М. и Попова Е. Микробиология. Т. 3, № 3, стр. 392, 1934.—14. Tullo T., Wochschr. f. Brauer., Bd. 22, № 14, S. 197, 1905.—15. Wagner F. Centrbl. f. Bakt., Abt. 2, Bd. 75, 4, 1928.—16. Zikes H., Centrbl. f. Bakt., Abt. 2, Bd. 30, S. 145, 1911.

A. IMŠENECKI

Über den Einfluss der Produkte der Lebenstätigkeit der Hefe auf deren Kopulation und Sporenbildung

Zusammenfassung

Von der Vermutung Hansens ausgehend, dass die in Hefekulturen sich ansammelnden toxischen Stoffe die Sporenbildung fördern können, untersuchte Verfasser den Einfluss der Eigenprodukte der Lebenstätigkeit auf die Kopulation und die Sporenbildung bei Hefe. Die Versuche wurden mit Kulturen von *Zygosaccharomyces mandshuricus*, *Zygosaccharomyces* № 3, *Nadsonia elongata* und *Saccharomycodes Ludwigii* angestellt. Bei der Aussaat von *Zygosaccharomyces mandshuricus* auf Bierwürzeagar, welcher 20% des Filtrats aus einer alten Hefekultur enthält, erfolgt die Sporenbildung schneller als bei der Kontrolle (Abb. 1). Eine analoge stimulierende Wirkung der Produkte der Lebenstätigkeit wurde bei *Nadsonia elongata* (Abb. 2) und anderen Hefepilzen festgestellt. Der Beginn der Sporenbildung wird sowohl durch den Einfluss der eigenen Stoffwechselprodukte als auch die Wirkung des Filtrats einer anderen Kultur (*Saccharomyces cerevisiae*) beschleunigt. Es gelang jedoch dem Verfasser nicht bei zwei asporogenen Rassen *Saccharomyces pastorianus* die eingebüsste Fähigkeit zur Sporenbildung wieder herzustellen, indem er dieselben der Einwirkung der Eigenprodukte aussetzte. Ausserdem wurde der Einfluss von Alkohol auf die Sporenbildung untersucht, wobei sich feststellen liess, dass kleine Dosen (0,1 — 0,25%) dieselbe stimulieren, grössere (0,5 — 2%) dagegen unterdrücken. Alkohol unterdrückt die Sporenbildung in weit höherem Maasse als die vegetative Vermehrung durch Sprossung. Besonders empfindlich gegen Alkohol erwiesen sich *Saccharomycodes Ludwigii* und *Nadsonia elongata*. In den Kulturen letztgenannten Pilzes traten Zellen von ungewöhnlicher Form mit ansehnlichem Fettgehalt auf (Abb. 3).

Verfasser kommt zu dem Schluss, dass die durch Ansammlung von Lebenstätigkeitsprodukten im Medium bedingte Autointoxikation zum Komplex der Ursachen gehört, welche bei dem von ihm untersuchten Hefen Sporenbildung hervorrufen.

Institut der Mikrobiologie
der Akademie der Wissenschaften der USSR
1935.

Е. М. ИЛЬИНА

О сериальных почках у трибы Salicornieae сем. Chenopodiaceae

С 11 рисунками

(Получено 19/VI 1935)

Как известно, обычно в пазухе листа развивается только одна почка. Но нередки случаи образования здесь сразу нескольких почек. Такое групповое расположение почек в пазухе листа встречается не только у отдельных видов, но ими характеризуются часто и целые роды растений. В качестве примера можно привести хотя бы род кирказонов (*Aristolochia*). Несмотря на то, что явления этого рода не представляют редкости, они до сего времени не получили почти никакого отражения ни в старой русской ботанической литературе ни в нашей советской, как специальной,[1] так и в различных сводках и учебниках по морфологии, хотя в обычных иностраниых рукоиодствах по морфологии растений Гебеля и Веленовского (Goebel, Velenovsky) эти явления достаточно подробно освещены. Особенно детально случаи развития побочных почек (как я предлагаю называть их) разбираются в специальных монографических работах, например Зандта (Sandt). Согласно этим сводкам, мы имеем вполне установленную классификацию побочных почек. Нужно точно разграничивать понятие побочных почек от придаточных. Побочные почки, как мы уже говорили, развиваются всегда в пазухе листа, между тем придаточные никогда в последней не образуются.

Побочные почки делятся на две основные группы: коллатеральные (kollaterale Knospen) и сериальные (seriale Knospen), последние располагаются в пазухе листа всегда в так называемой медианной плоскости, т. е. в плоскости, проходящей через ось стебля и средину листа. Почки этого типа могут быть восходящие (aufsteigende Beiknospen) в том случае, когда более крупная, развивающаяся в побег почка прилежит ближе к листу, и нисходящие (absteigende Beiknospen), когда они прилежат ближе к стеблю. Наиболее ярким и типичным примером восходящих сериальных почек может служить род жимолостей (*Lonicera*), а для нисходящего ряда, наиболее часто встречающегося у растений, представители родов бузины (*Sambucus*), грецкого ореха (*Juglans*) и др. Частным случаем сериальных почек являются двурядные сериальные почки, располагающиеся в два продольных ряда (biseriale Knospen), причем самая большая почка находится всегда ближе к главной оси. Этот тип почек встречается у многих бобовых, лебеды (*Atriplex*), кирказона (*Aristo-*

[1] См. однако А. Фаминцыи (7) и М. М. Ильин (6).

lochia clematitis) и др. Кроме того, попадается иногда комбинированное расположение восходящего и нисходящего ряда почек. В качестве одного из редких примеров этого типа почек Зандт приводит *Linaria triornithophora* (3, стр. 27).

Второй основной группой побочных почек являются коллатеральные. Под этим типом подразумевается ряд почек, расположенных в трансверсальной плоскости. Примеры последних: соцветие банана (*Musa sumatrana*), луковички в пазухе чешуй луковичных, например у рода *Allium*. Вообще этот тип почек характерен для однодольных, чему способствует расширенное и сидячее основание листа последних. Между тем сериальные почки развиваются почти исключительно у двудольных.

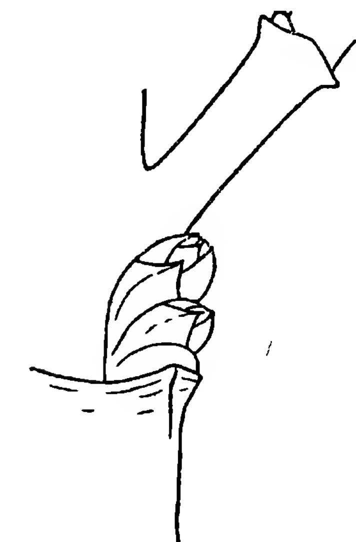


Рис. 1. Нисходящий сериальный ряд почек у *Halostachys caspica* (Pall.) CAM.

После этого краткого общего обзора типов побочных почек перейду к своей специальной теме, именно к рассмотрению сериальных почек у трибы *Salicornieae* сем. *Chenopodiaceae*. У представителей этой трибы, как показало изучение, произведенное пока исключительно по гербарным экземплярам, встречается всегда нисходящее расположение ряда почек. Рассмотрим характер этих почек у отдельных родов данной группы.

Halostachys caspica (Pall.) С.А.М. Это среднеазиатское растение представляет собой кустарник или небольшое деревцо с супротивными ветвями и супротивными же едва развитыми чешуевидными листьями. На однолетних побегах мы можем наблюдать в нижней, наиболее развитой части хорошо выраженный нисходящий сериальный ряд из 3—4 округло-тупых почек (рис. 1). Главная почка нормально всегда развивается в побег, поэтому обычно мы наблюдаем, что в пазухе чешуи эти побочные почки находятся всегда под ветвью. Если мы обратим внимание на внешнее строение почек, то заметим, что они появляются не непосредственно из участка стебля, находящегося в пазухе листа, а набегая друг на друга, как видно из рисунка, выходят откуда-то из более глубокой части. Оказывается как выяснил Дюваль Жув (Duval Jouve), исследуя виды солеросов (*Salicornia*), едва заметные чешуевидные листья этого вида произошли от двух длинных, нормально развитых, свободных листьев. Нужно предполагать, что они прикрепляются к значительно ниже лежащему узлу, срастаясь друг с другом своими краями почти на всем протяжении в длинную трубку, заканчивающуюся на конце едва заметными зубцами. Несомненно, эта картина повторяется у всех родов *Salicornieae*, представленными такими же мелкими, чешуевидными и супротивными листьями, а в частности и у *Halostachys caspica*. Отсюда становится ясно, что побочные почки у последнего вида прикрепляются в настоящей пазухе листа, т. е. у основания сращенной листовой трубки. Таким образом эти почки на всем своем протяжении от основания до своего выхода из пазухи чешуи вытягиваются и прирастают к оси.

В наиболее развитой форме побочные почки находятся в самой нижней, наиболее сформировавшейся части стебля однолетних побе-

гов. По направлению же к верхушке стебля количество побочных почек уменьшается и, кроме того, они становятся менее развитыми и менее заметными. Все эти последние почки, за исключением главной в течение первого вегетационного периода не развиваются, за редкими случаями. Развитие их может вызвать механическое повреждение (обламывание, обкусывание) главной оси сейчас же над данным рядом почек или развивающегося из верхней почки побега, хотя все же пришлось наблюдать такое явление и при отсутствии всякого внешнего повреждения, вызванного какими-то мне неизвестными причинами. Именно, побочные почки, лежащие сейчас же под ветвями первого порядка каждой из одиннадцати насчитанных мною друг над другом сериальных рядов дали короткие веточки.

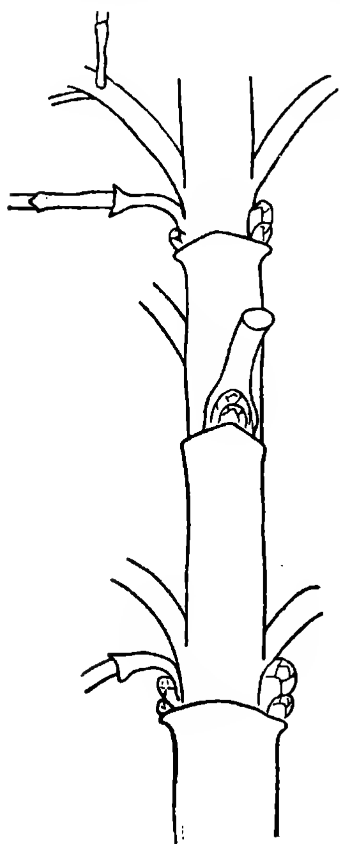


Рис. 2. Развитие побегов из сериальных почек в одном ортостихе у *Halostachys caspica* (Pall.) CAM.

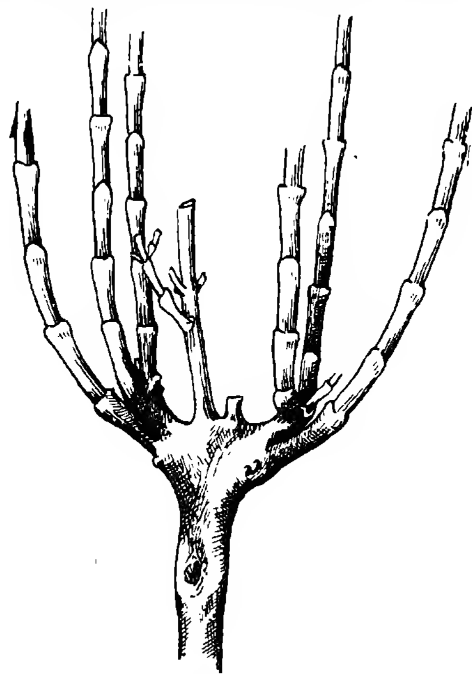


Рис. 3. Развитие побегов из перезимовавших сериальных почек у *Halostachys caspica* (Pall.) CAM.

Интересно отметить, что все эти веточки были ориентированы в одной плоскости или, иными словами, находились в одном ортостихе (рис. 2). Возможно, что причинами этого явления могли быть или неравномерность питания разных частей стебля или неравномерность его освещения. Это было мной замечено на гербарном экземпляре из Уральской обл., собранном С. Никитиным 2/IX 1927 г. (№ 951).

Побеги первого вегетационного периода перезимовывают в своей нижней, более толстой и уже несколько одревесневшей части, т. е. там, где сериальный ряд побочных почек довольно резко выражен. Остальная зеленая часть побега погибает во время зимнего периода. На следующий год, в начале второго вегетационного периода, эти прошлогодние одревесневшие отрезки выгоняют зеленые побеги из

первой побочной почки сериального ряда. Такой способ ветвления этого кустарника является самым обычным. На гербарном образце, собранном О. Кнорринг в Аулиеатинском районе 10 августа 1909 (№ 1166), явно выступает очередность развития побочных почек. Именно, самая нижняя деревянистая часть стебля этого растения представлена трехгодичным отрезком. В верхней части последнего с двух боков имеются весьма короткие остатки деревянистых веток прошлого лета, под которыми из того же сериального ряда развивались побеги уже данного вегетационного периода (рис. 3).

Кроме того, у самого основания зеленых ветвей мы можем заметить довольно тесно сгруппированные прерывистым кольцом мелкие

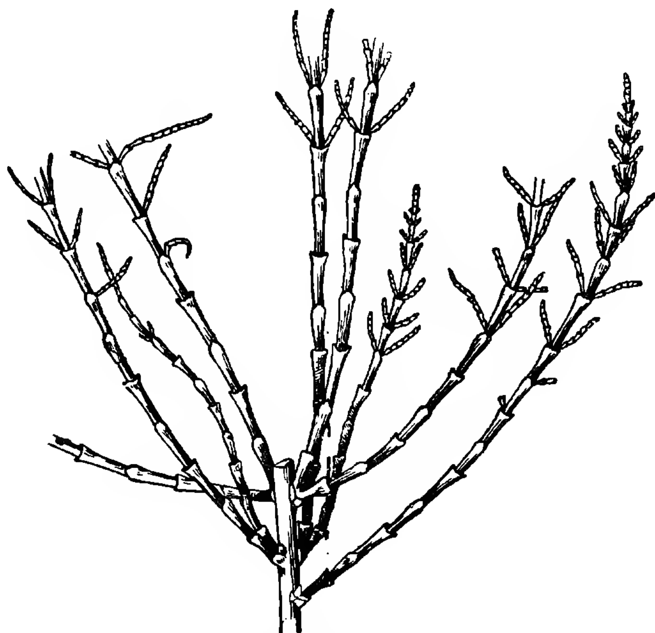


Рис. 4. Одновременное развитие побегов сразу из двух почек одного и того же сериального ряда у *Halostachys caspica* (Pall.) САМ.

почки. Как показывает их положение в пазухах чешуй укороченных оснований этих побегов и дальнейшее их поведение, они представляют собой настоящие спящие почки. Акад. В. Н. Любименко в своей специальной работе, посвященной последнего рода почкам, так рисует их происхождение: „Согласно моим наблюдениям, этот процесс происходит следующим порядком: на втором или третьем году жизни, чаще при общем слабом росте материнского растения, скрытые побеги корневой шейки, вообще при этом сильно растущие, развивают боковые почки в пазухах чешуеобразных листьев. Это второе поколение почек дает второе поколение скрытых укороченных побегов, на которых при известных условиях может появиться третье поколение почек и побегов и т. д. Таким образом в результате, там где сидела едва заметная простым глазом почка, оказывается через 5—6 лет целый пучок скрытых укороченных побегов разных поколений". Этот вывод может быть распространен и на спящие почки, образующиеся в укороченном основании ветвей, и на неразвив-

шиеся побочные почки у *Halostachys caspica*. Такие обильно сгруппированные спящие мелкие почки можно находить иногда на старых стволиках, вокруг бывшего когда-то здесь узла. К этому мы еще вернемся при рассмотрении других родов трибы *Salicornieae*. Эти почки как запасные в жизни растения имеют огромное значение, например при повреждении большей части надземных побегов.

Нередко весной трогается в рост не одна верхняя побочная почка, а две или даже три. Хорошим примером этого может служить гербарный экземпляр, собранный В. Стекольниковым в юго-восточном Прибалхашье 16/V 1916 г. (№ 261), где мы можем видеть, как в трех пунктах тронулись в рост сразу по две побочных почки, дав уже значительно вытянутые зеленые побеги (рис. 4).

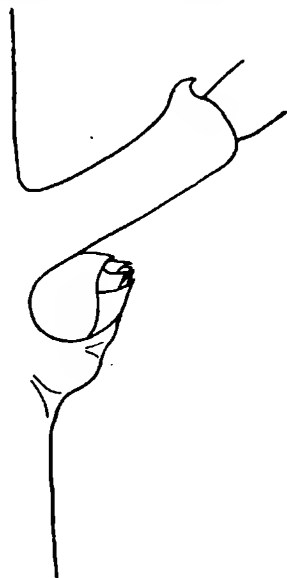


Рис. 5. Нисходящий сериальный ряд почек у *Kalidium caspicum*. (L.) Ung.-Sternb. Нижняя почка скрыта под листовой чешуйкой.

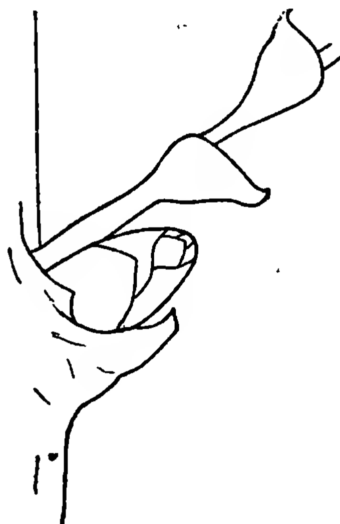


Рис. 6. Нисходящий сериальный ряд почек у *Kalidium Schrenkianum* Bge. Нижняя почка скрыта под листовой чешуйкой.

От типа развертывания побочных почек и их расположения в значительной степени зависят и сам характер ветвления и внешний вид куста, т. е. образование растопыренно, густо и коротко ветвистых кустарниковых солянок.

Kalidium caspicum (L.) Ung.-Sternb. Кустарник, встречающийся на Кавказе и в Средней Азии. Листья его в противоположность *Halostachys caspica* очередные, очень сочные, в виде небольшого мясистого бугорка, длинно нисбегающего по стеблю. При внимательном осмотре в нижней части его однолетних побегов можно легко обнаружить под ветвью одну или чаще две побочные сериальные почки, причем одна из них, верхняя, торчит большей частью над листовым бугорком, вторая обычно глубоко скрыта в пазухе листа и иногда через него вырисовывается (рис. 5). Последовательность развития этих почек такая же, как и у ранее рассмотренного кустарника (*Halostachys caspica*).

Kalidium Schrenkianum Bge. Кустарничек, близкий к предыдущему, из Прибалхашского района. В развитии почек в общем

наблюдаются те же взаимоотношения, что и у *K. caspicum*, только чаще всего заметна одна побочная почка, достигающая обыкновенно сравнительно крупных размеров (рис. 6). Но при исследовании более глубоких частей пазухи листа можно иногда наблюдать еще одну-две мелкие, очень слабо сформированные почечки, представленные бугорчатыми зачатками и большею частью налегающие и вдавленные в находящуюся выше побочную почку или ветвь, так что при удалении их в этом месте остается углубление.

Kalidium foliatum Moq. Кустарник полупустынь и пустынь Средней Азии. У него мне удалось наблюдать лишь одну побочную почку, т. е. кроме главной, но и то большей частью в слабо развитой форме. Однако можно было находить на некоторых гербарных экземплярах одновременное развитие зеленых побегов сразу из двух почек сериального ряда.

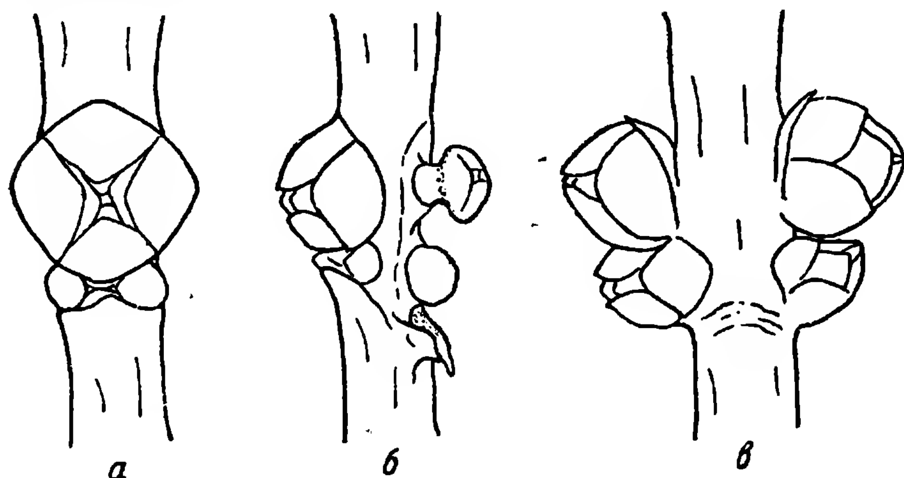


Рис. 7. Нисходящий сериальный ряд почек у *Halocnemum strobilaceum* MB: а) вид спереди, в) вид сбоку, б) то же, но с одной стороны сериального ряда у почек сняты наружные чешуи.

Halocnemum strobilaceum MB. Кустарник, образующий на солончаках на Кавказе, в Нижнем Поволжье и в Средней Азии характерные полусферические круговины и выпускающий многочисленные укореняющиеся и супротивно расположенные ветви. При исследовании его побегов первого вегетационного периода лишь в их более старой нижней части ясно выступает сериальный ряд из двух почек, одной главной и одной побочной. Обычно главная явно выступает и скрывает снизу под основанием своей нижней широкой чешуи побочную, кроме того прикрывающуюся еще чешуевидными листьями (рис. 7*а*). Листья двух противоположных пар, как и у *Halostachys* и *Salicornia*, также почти нацело срастаются в трубку, кончаясь только на верхушке короткими и широкими чешуями. Если убрать этот чешуевидный лист, а кроме того снять как с главной так и с побочной почки по четыре накрест лежащих чешуи, то ясно выступает самостоятельность этих почек (рис. 7*б*), причем главная всегда сидит на очень коротком стебельке. Особенно хорошо выступает эта пара сериальных иочек на прошлогодних уже деревянистых ветках, лишенных листьев (рис. 7*в*). Они более крупные и лучше сформированы. Иногда удается видеть одновременное развитие сразу двух побегов

в течение одного вегетационного периода. Не всегда побочная почка, обычно играющая роль зимующей, развивается на следующее лето в ветвь, но она может переходить и в спящее состояние, т. е. ее развитие происходит едва заметно, благодаря чрезвычайно замедленному росту ее оси. Последний обнаруживается только в постепенном увеличении количества почек, что ведет уже на очень старых стволах к массовому их развитию и скоплению их большими группами, из которых каждая соответствует одному бывшему здесь узлу. Образование таких скоплений спящих почек может быть объяснено следующим образом: побочная почка, переходя в спящее состояние и имея



Рис. 8. Спящие почки у *Halocnemum strobilaceum* МВ, образовавшиеся за счет сериальных рядов почек.

в этом случае необычайно замедленный рост оси (см. Любименко), в своих пазухах в свою очередь формирует новые побочные почки, которые на третий год повторяют ту же картину и т. д., пока на старых стволиках сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*) не образуются уже вышеописанные скопления спящих почек. Особенно яркий пример спящих побочных почек представляет гербарный экземпляр, собранный В. Савичем в Тургайской обл. около оз. Чушка-куля 9/VIII 1909 г. (№ 1828) (рис. 8). Последнее обстоятельство объясняет чрезвычайно густое кущение этого кустарника.

Spirostachys occidentalis Wats. Этот кустарник встречается в Северной и Южной Америке и хорошо выделяется по очередным членистым веточкам, отходящим от оси резко дуговидно. На этом кустарнике мне удалось подметить очень интересное явление, более не обнаруженное ни у одного вида рассматриваемой трибы. Везде, как это мной было отмечено выше, представителям *Salicornieae* свойствен нисходящий ряд сериальных почек, причем развивается первой всегда главная верхняя наиболее развитая почка. В данном же случае пришлось столкнуться с совершенно своеобразным явлением, когда в случае развития почек сериального ряда всегда развивалась в ветвь нижняя, т. е. не главная, а побочная почка. Выдающимся

примером этого может служить экземпляр, собранный Wooton'ом в Новой Мексике, 25/VII 1897 г. (№ 400) (рис. 9). Очевидно, мы должны решить, что у этого вида, в качестве исключительного случая, образуется восходящий ряд сериальных почек. Этому несколько противоречит нахождение ва той же ветви в нижней ее части пары почек, из которых ни одна еще не развилась в ветвь, причем, как это мы имеем обычно у представителей этой трибы, верхняя почка сильнее развита. Можно предположить, что здесь имеется налицо также нисходящий сериальный ряд, но первая почка вскоре задерживается с своем развитии, а побочная развивается в ветвь. Другими словами, этот вид представляет собой переходный случай от нисходящего сериального ряда почек к восходящему.

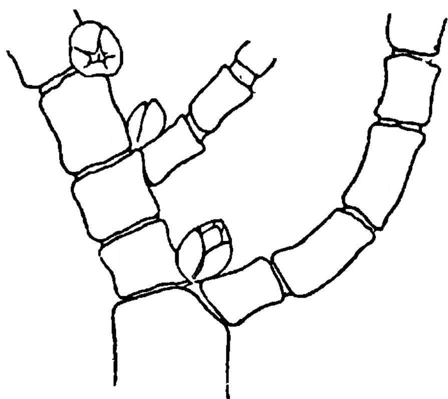


Рис. 9. Восходящий ряд сериальных почек у *Spirostachys occidentalis* Wats. Нижние почки развиты в побег.

Salicornia fruticosa L. Кустарничек, встречающийся по берегам Средиземного моря, в Полинезии, а также в Средней и Южной Америке. При исследовании многочисленных экземпляров этого вида как из Европы, так и из Америки, я пришла к выводу, что в противоположность всем только-что рассмотренным пустынным кустарниковым видам этот приморский вид рода *Salicornia* отличается почти совсем незаметным развитием побочных почек. Внешне они очень слабо выражены. Чтобы их обнаружить, необходимо снять сросшуюся пару листьев, но и в таком случае они представлены здесь только одной едва развитой, совсем не диференцированной почкой, которая во всех наблюдаемых мной случаях была сдвинута на ветвь или на другую почку. В общем эти зачаточные побочные почки ни в одном случае из большого просмотренного мной гербарного материала не трогались в рост, даже в тех случаях, когда соответствующая ось была повреждена. Последнее обстоятельство, как это указано нами для *Halostachys caspica*, а также и для других видов, является причиной, вызывающей развитие близлежащих побочных почек. Спрашивается в таком случае, каким образом происходит здесь развитие кустарника, если в случае *Halostachys*, *Kalidium* и других указанных выше растений нормально зимующей почкой являются последовательно развивающиеся побочные почки. Как это следует из просмотра гербарных экземпляров, в нижней части побегов первого вегетационного периода, почки (главные) в это лето не выгоняют побегов, а развиваются лишь на следующий год, являясь, таким образом, зимующими почками, верхние же дают ветвь в течение первого же года. От такого характера развития почек зависит отчасти и внешность этих кустарников, не дающих такого густого тернистого кущения. Кроме того, в некоторых случаях отличать его от однолетних солеросов, при наличии легкого одревеснения последних, становится затруднительно. Получаются внешне как бы переходы от однолетних видов к кустарникам.

Salicornia peruviana HBK. Кустарничек южно-американский, у которого так же, как и у предыдущего вида, можно видеть

только одну большей частью зачаточную почку, хотя в нижних частях побегов удалось наблюдать также и две побочные почки, из которых нижняя в зачаточном состоянии и скрыта глубоко в пазухе листа, верхняя более сформирована, с хорошо развитыми чешуями. Видеть одновременное развитие двух нобегон из одного сериального ряда мне также здесь не удалось. Возможно, что причиной этого была бедность исследованного материала.

Salicornia ambigua Mich. Кустарничек из Северной и Средней Америки. Немногочисленный гербарный материал показал, что и у этого вида солеросов можно наблюдать всегда сериальные почки, обычно не более двух, но также в зачаточном состоянии. Очевидно, этот признак вообще свойствен роду *Salicornia*. В редких случаях мне удалось видеть развитие побегов из этих сериальных почек, одновременно с главной в том случае, когда под ними была обломана ось. Таков был, например, экземпляр, собранный Palmer'ом из Калифорнии 12/II 1890 г. (№ 152). Здесь ниже обломанной верхушки, из девяти книзу расположенных узлов с двух противоположных сторон развивается одновременно по два побега.

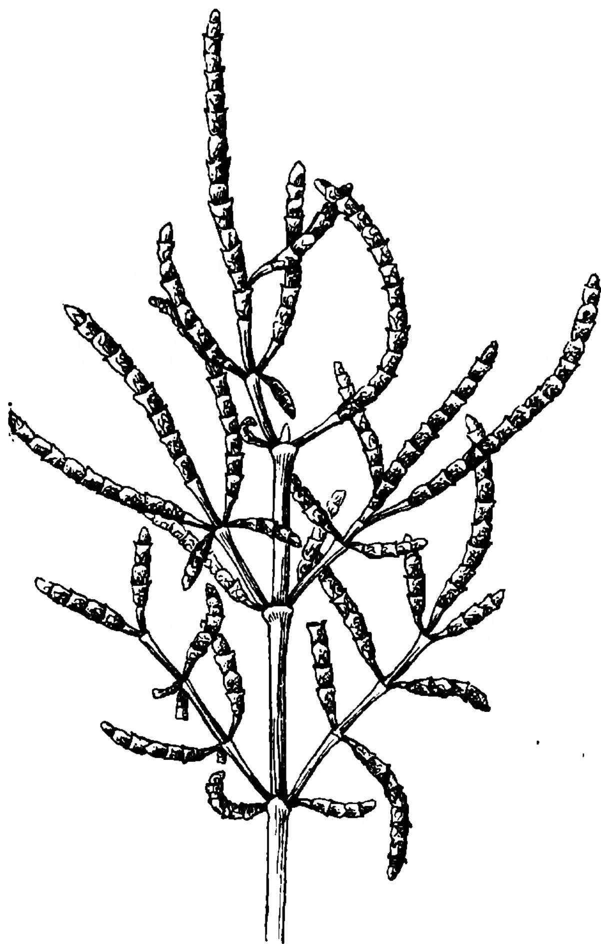


Рис. 10. Двойные колоски у *Salicornia herbacea* L., развившиеся из почек одного сериального ряда.

Salicornia arbuscula R. Br. Кустарничек, произрастающий в Австралии. Часто можно наблюдать по две сериальные почки, так же, как и у остальных видов *Salicornia*, мало развитые. Из пяти экземпляров, наклеенных на двух гербарных листах, на одном я видела одновременное развитие двух побегов из одного сериального ряда почек.

Salicornia herbacea L. Растение однолетнее с весьма обширным ареалом как по морским прибрежьям всех материков, так и внутри континента. На некоторых туркестанских экземплярах можно наблюдать значительное одревеснение нижней части стебля этого вида. Обыкновенно трудно заметить у этого солероса побочную почку, она имеется большей частью в зачаточном состоянии

в виде точечки или образует небольшой бугорок, погруженный иногда глубоко в ткань, при удалении которого остается под веткой ямка. Как нормальное явление эта побочная почка почти никогда не развивается в побег и играет роль запасной, трогающейся в рост только при обломе или обкусывании верхних надземных частей растения. Можно сказать, что всегда без исключения, когда повреждается растение, происходит одновременное развитие главной и побочной почек, по крайней мере близлежащего сериального ряда. Такие случаи можно наблюдать довольно часто. Укажем некоторые примерные экземпляры: Б. Скалов, Уральская обл. Темирский у. Аще Сай, 15/VII 1908 г., 67. Повреждена верхняя половина растения, все нижележащие почки сериальных рядов до самого низа дали двойные побеги. С Кучеровская, Павлодарский у., о. Кангелды, 9/VIII 1913 № 1201. То же самое получается, если повреждена верхушка соцветия, в таком случае образуются накрест лежащие двойные колоски, причем влияние этого раздражения сказывается не только на близлежащих узлах, но и частью ва значительно удаленных узлах этой оси. Хорошо выражен этот случай на гербарном экземпляре, собранном А. Михельсоном из Джаркентского района из участка Чарын-Кара-Тума, 22/VIII 1910 г. (№ 2727) (рис. 10). Все боковые ветви этого богато ветвистого растения имеют в области соцветия обкусанные верхушки, что повлияло на развитие двойных цветочных колосков на всех этих веточках. Это же явление, но не в такой ярко выраженной форме можно наблюдать также на экземплярах, собранных Н. В. Павловым в Кустанайском у. Тургайской обл. у оз. Убоган-Дениз, 22/VIII 1921 г. (№ 170). В одном только случае пришлось установить, что развитие двойных побегов нельзя было связать с повреждением стеблей. Сюда относится сбор М. Пташицкого из Акмолинского у. из оз. Уш-таган-туз, 15/VII 1913, № 114. На этом листе наклеены три экземпляра и все три почти на всех узлах с самого низа главной оси развивают двойные побеги (рис. 11). Эти экземпляры пышно развиты (все три одинаковы) и очевидно причина, вызвавшая это развитие, была общая. Можно предполагать, что она коренилась в условиях почвенного питания данного местообитания. Избыточный приток питательных солей мог также стимулировать развитие побегов, как и поломка и обкусывание стеблей.

Arthrocnemum glaucum Ung.-Sternb. Средиземноморский кустарничек с одной слабо заметной в виде бугорка побочной почкой на однолетних побегах, которая больше выделяется на деревянистых веточках. Все же побочные почки здесь лучше развиты, чем, например, у *Salicornia fruticosa*. Развитие двойных побегов на имеющихся экземплярах не заметно. Эти побочные почки играют очевидно роль спящих почек.

Microcnemum fastigiatum Ung.-Sternb. Однолетнее растение, растущее в Испании. Побочных почек не развивается.

Halopeplis pygmaea Pall. Однолетник из Средней Азии. Сериальных почек при исследовании не было найдено.

Halopeplis amplexicaulis Ung.-Sternb. Средиземноморский однолетник. Побочных почек не было обнаружено.

Резюмируя все вышесказанное, мы на основании исследованных объектов приходим к следующим выводам.

1. Для трибы *Salicornieae* сем. *Chenopodiaceae* в целом характерно развитие сериальных рядов почек.

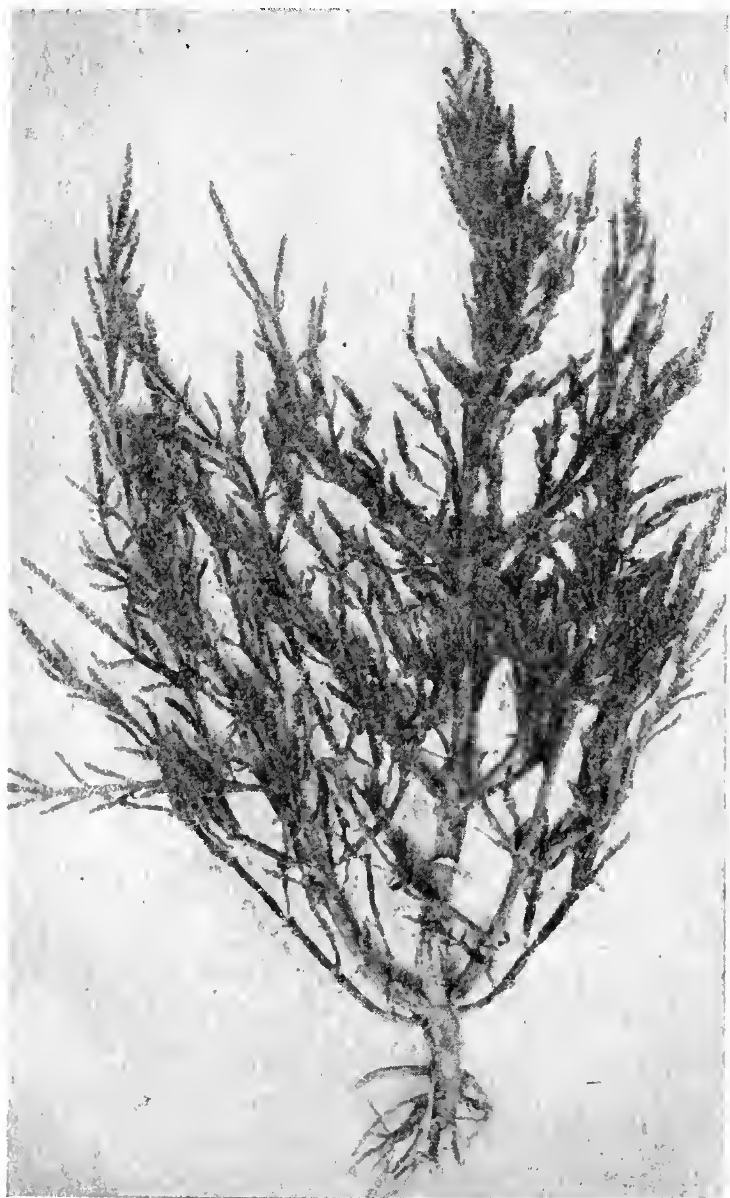


Рис. 11. Развитие двойных побегов у *Salicornia herbacea* L. из сериальных рядов почек.

2. Образование сериальных почек происходит всегда по нисходящему ряду, т. е., иными словами, трибе *Salicornieae* свойственны нисходящие сериальные почки. Единственным кажущимся исключением является *Spirostachys occidentalis*, у которого часто в ветвь развивается не главная почка, а следующая за ней ниже побочная, отчего получается впечатление восходящих сериальных почек. Как показывают вышеприведенные факты, можно предполагать, что в этом случае происходит задержка в развитии главной почки, вызывающая этим усиленный рост побочной и превращение ее в побег.

3. У однолетних видов этой трибы сериальные почки или совсем не развиты (*Microcnemum, Halopeplis*), или представлены слабо сформированными образованиями, часто в виде зачатков (*Salicornia herbacea*).

4. Наоборот, у всех кустарниковых видов данной трибы всегда можно установить наличие сериального ряда почек.

5. По состоянию развития этих почек и их работе виды рассматриваемой трибы могут быть разделены на две основные группы: а) внутриконтинентальные нустынные или полупустынные кустарнички с явно выступающими и хорошо развитыми сериальными почками, работа которых в процессе развития и формирования кустарничков протекает как нормальное обыденное явление (*Halostachys, Halocnemum, Kalidium*), b) в большинстве случаев прибрежноморские кустарнички (*Salicornia, Arthrocnemum*) с зачаточным развитием сериальных почек, часто только с трудом заметных, работа которых проявляется большей частью только в исключительные моменты жизни растения (обламывание, обкусывание иаземных частей, а также причины, вызывающие пышное развитие растений).

6. Функция побочных почек первой группы кустарничков заключается в том, что они играют роль зимующих почек, т. е. в следующий вегетационный период первая побочная почка, сейчас же следующая за главной, развивается в ветвь, а часто трогаются в рост и сразу две рядом находящиеся побочные почки. Иногда происходит их развитие одновременно с главной почкой в первое же лето, когда надламывается сейчас же выше их стеблевая ось.

7. Самые нижние побочные почки сериального ряда, если они не развиваются в течение третьего вегетационного периода, переходят в спящее состояние, как иногда и главная почка, вызывая часто образование спящих почек, массами покрывающих более толстые стволики кустарничков.

8. У второй группы кустарничков (*Salicornia*) нормально роль зимующей почки играет главная, которая в нижних частях стеблей растении в течение первого вегетационного периода не развивается в побег.

9. От характера развития побочных почек этих двух групп кустарников зависит и формирование внешнего вида куста.

10. Наконец, как можно судить на основании пункта пятого, процесс формирования пустынных полукустарников мог итти через однолетние формы путем образования побочных почек, как зимующих, и развития их в побег на следующий год.

Ботаннческий Институт
Академии Наук СССР.
1935.

Литература

1. Velenovsky. L. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Bd. III, 1907.— 2. Goebel K. Organographie der Pflanzen. Bd. III, 1922.—3. Sandt Walter. Zur Kenntnis der Beiknospen. Jena, 1925. S. 1—160. — 4. Duval Jouve. Des *Salicornia* de l'herault. Bull. Soc. Bot. de France, XV, p. 132—140, 1868.—5. Любименко В. Н. О спящих почках Тр. СПб. общ. естеств., XXX, 3, стр. 195—260, 1900. — 6. М. М. Ильин. Определитель деревьев и кустарников в знмнем состоянии. Ленинград стр. 1—6, 1925. — 7. Фаминцын. Образование почек у явнобрачных. Scripta botanica II (1886—87), 293—300.

E. M. ILJINA

Über Serialknospen in der Tribe Salicornieae aus der Familie Chenopodiaceae

Zusammenfassung

Als Ergebnis ihrer Untersuchungen kommt die Verfasserin zu folgenden Schlussfolgerungen:

1. Die Ausbildung serialer Knospen bildet einen charakteristischen Zug der Tribe *Salicornieae* aus der Familie *Chenopodiaceae* im allgemeinen.

2. Die Bildung serialer Knospen erfolgt stets in absteigender Reihenordnung. Die einzige scheinbare Ausnahme bildet *Spirostachys occidentalis*, bei welchem sich häufig nicht die Hauptknospe, sondern die nächstfolgende untere Knospe zu einem Spross ausbildet, was den Eindruck aufsteigender serialer Knospen hervorruft. Die im Text der Arbeit angeführten Tatsachen gestatten es anzunehmen, dass in diesem Fall eine Hemmung in der Entwicklung der Hauptknospe stattfindet, wodurch ein gesteigertes Wachstum der Beiknospe und ihre Ausbildung zu einem Spross hervorgerufen wird.

3. Bei den einjährigen Arten dieser Tribe sind die serialen Knospen entweder ganz unentwickelt (*Microcnemum*, *Halopeplis*) oder durch schwach ausgeprägte, oft bloss aus der Anlage bestehenden Bildungen vertreten (*Salicornia herbacea*).

4. Bei allen strauchartigen Arten dieser Tribe lässt sich dagegen stets das Vorhandensein einer serialen Knospenreihe feststellen.

5. Nach dem Entwicklungstand und der Tätigkeit dieser Knospen lassen sich die Arten der Tribe in zwei Hauptgruppen einteilen: a) dem Binnenland angehörende Wüsten-oder Halbwüsten-Kleinsträucher mit deutlich hervortretenden und gut entwickelten Serialknospen, deren Tätigkeit im Prozess der Entwicklung und Formierung der Sträucher als normale gewöhnliche Erscheinung verläuft; b) meistens den Meeresküsten angehörende Sträucher (*Salicornia*, *Arthrocnemum*) mit auf embryonaler Entwicklungsstufe stehenden oft nur kaum wahrnehmbaren serialen Knospen, deren Tätigkeit sich meist nur in ausserordentlichen Momenten im Leben der Pflanzen entfaltet (Abbrechen, Abbeissen der überirdischen Teile der Pflanze, sowie Ursachen, die eine üppige Entwicklung der Pflanze hervorrufen).

6. Die Funktion der Beiknospen in der ersten Gruppe besteht darin, dass sie überwintern, d. h. dass in der nächsten Vegetationsperiode die erste unmittelbar auf die Hauptknospe folgende Knospe sich zu einem Spross entwickelt. Häufig beginnen auch zwei benachbarte Beiknospen gleichzeitig mit dem Wachstum. Zuweilen erfolgt ihre Entwicklung gleichzeitig mit der Hauptknospe schon in demselben Sommer, wenn unmittelbar über denselben die Stengelachse bricht.

7. Die untersten Beiknospen der serialen Reihe, falls sie während der dritten Vegetationsperiode nicht zu Entwicklung kommen, gehen, wie zuweilen auch die Hauptknospe, in den Ruhezustand über, indem dann schlafende Knospen massenweise die dickeren Stämmchen der Sträucher bedecken.

8. In der ersten Gruppe Kleinsträucher (*Salicornia*) spielt die Rolle der überwinternden die Hauptknospe, indem sie in den unteren Teilen der Pflanzenstengel während der ersten Vegetationsperiode sich zu einem Spross entwickelt.

9. Vom Charakter der Entwicklung der Beiknospen dieser beiden Kleinsträucher hängt auch die äussere Tracht des Strauches ab.

10. Endlich besteht, wie auf Grund von P. 5 geschlossen werden kann, die Möglichkeit, dass der Formierungsprozess von Wüsten- und Halbwüstensträuchern über einjährige Formen verlief, indem solche überwinternde Beiknospen im nächsten Jahre zu Sprossen auswuchsen.

П. П. ЦАГАРЕЛИ

Материалы по новым и редким видам флоры Грузии и Кавказа

С 1 рисунком.

(Получено 25/XII 1935)

В течение моей работы в Тифлисском ботаническом институте (Бин) мною были собраны живые растения для отдела живой кавказской флоры, притом часть из них, по моей личной инициативе, экскурсионным путём. Некоторые материалы, представляющие интерес, как новый вид *Campanula*, а также интересные для Грузии и всего Кавказа флористические материалы публикуются в настоящей статье.

1. *Campanula* **Kantschavelii** mihi sp. nova. Sect. *Medium* Alph. DC. Ser. *Symphyandraeformes* Fom. (рис. 1).

Многолетнее жестко-густо-беловато-опушенное растение с толстым корневищем, от которого отходят несколько стеблей. Стебли прямые или в верхней части извилистые с длинными отстоящими волосками, облиственные, многоцветковые. Листья неправильно почти двоякозубчатые, густо-коротковолосистые, по краям и по жилкам длинноволосистые; верхвие овальные, сидячие или оттянутые в короткий крылатый черешок; средние округло-овальные или округло-ромбические, на довольно длинных крылатых черешках с мелкими дольками (лировидные) или без них; нижние стеблевые и прикорневые широко-лопатовидные на длинных черешках с мелкими дольками (лировидные) или без них. Соцветие обыкновенно многоцветковое до 25, реже 3—5-цветковое. Цветы средней величины или мелкие на прямых толстоватых цветоножках; листочки чашечки ланцетные, острые длиннореснитчатые вдвое-втрое короче венчика; придатки чашечки продолговатые, тупые или туповатые, ресничатые, длиннее или равные трубке чашечки. Венчик 12—15 мм длины, колокольчато-трубчатый, фиолетовый, в зеве с беловатыми волосками. Коробочка трехгнездная. Рылец 3, заключенных в венчике.

Обит. В трещинах сухих известковых скал. Грузия. Кахетия. Кварельский район 20/X 1933 г. отцв. экз.!! 31/V 1934 цв.!! 10/VI 11 из семян!!

Примечание. Наш новый вид ближе всего подходит к *C. Kolenatiana* C. A. Mey. из секции *Medium* и серии *Symphyandraeformes* Fom., от которого хорошо отличается как морфологическими признаками, так и экологически. Наше растение характеризуется главным образом многоцветковым соцветием, трубчато-колокольчатыми средней величины цветками на более или менее коротких прямых цветоножках, лопатовидными оттянутыми в длинный черешок листьями и гус-

тым, сероватым опушением, тогда как *C. Kolenatiana* — растение почти голое с немногими (1—3—5) крупными широко-колокольчатыми цветами на длинных тонких цветоножках и у основания сердцевидными, городчатыми прикорневыми листьями. Кроме того, наше растение найдено нами на открытых сухих известковых скалах, тогда как *C. Kolenatiana* растет на скалах в глубоких и влажных ущельях. Наше растение, высаженное в Кавказском отделении Тифлисского ботанического института и выведенное из семян, повторило все признаки, приводимые выше.

Наш новый вид называю в честь моего учителя и первого моего руководителя покойного проф. З. А. Канчавели.

Pilis rigidis albis dense pubescens. Rhizoma crassum, pluriceps. Caules erecti v. parte superiore flexuosi, pilis longis patentibus obtecti, foliosi, multiflori. Folia irregulariter dentata, dense et breviter pilosa, margine et ad nervos longe pilosa, superiora ovata, sessilia v. in petiolum breve alatum attenuata, media orbiculato-ovata v. orbiculato-rhomboidea in petiolis alatis parvisegmentosa (lyrata) v. simplicia, caulina inferiora et radicalia late-spathulata longipetiolata parvisegmentosa (lyrata) v. simplicia. Inflorescentia plerumque multiflora (usque ad 25-flora), raro 3—5-flora. Flores mediocres v. parvi pedicellis rectis crassiusculis. Sepala lanceolata, acuta, longiciliata corolla duplo-triplo breviora, appendices calycis oblongi, obtusi v. obtusiusculi, ciliati, tubo longiores v. aequilongi. Corolla 12—15 mm lg., campanulato-tubulosa violacea, fauce albido-pilosa. Capsula triloculata. Stigmata 3 corollae inclusa.

Hab. In fissuris rupium calcareorum siccorum. Georgia, Kachetia, Kvareli. 20/X 1933 defl.; 31/V 1934 fl.; 10/VI fl. P. Zagareli!!

Proxima *C. Kolenatianae*, sed fere incana, nec glabra, plerumque multiflora, corolla tubuloso-campanulata, nec late campanulata, pedicelli breves erecti, crassiusculi, nec longi tenues, folia radicalia basi late-spathulata longipetiolata, nec basi cordata crenata. Species nostra habitat in rupibus calcareis siccis, *C. Kolenatiana* autem in rupibus faucium profundorum atque humidorum. Characteres nostrae speciei in cultura conservantur.

Speciem hanc memoriae professoris Z. A. Kantschaveli dedico.

2. *Nymphaea candida* Presl.

Hab. Georgia orientalis prope Duschethi in lacu Bazaleth.

Ar. geogr. Europa occid., Rossia europaea media et australis, Asia.

Novitas pro flora Caucasica.

Летом 1934 г. около гор. Душета, на Базалетском озере, мною был собран ботанический материал. Среди этого материала особый интерес представляет *Nymphaea*, встречающаяся в двух формах: *Nymphaea alba* L., которая очень распространена по Кавказу, и другая *Nymphaea* sp., вызвавшая большой интерес.

Для изучения этого вида корневища были пересажены в Тифлис в отдел живой кавказской флоры БИНа и в Ортачалы на агро-биостанции. Вновь пересаженные *Nymphaea* с Базалетского озера были посажены в том бассейне, где ранее помещалась *Nymphaea alba* L.

В том же году, как в отделе БИНа, так и на биостанции, вновь пересаженные экземпляры дали новые вегетативные части и цветы, которые характеризуются теми же признаками, как на первом месте нахождения. Это же повторилось и на пересаженных в 1935 г. *Nymphaea*.



Рис. 1. *Campanula Kantschavelii* Zagareli sp. n. *a* — прикорневой лист, *b* — продольный разрез цветка, *c*—бутон.

Собранный гербарий и семена *Nymphaea* из Тифлиса и с Базалетского озера были мною определены во время командировки в Ленинград в ботанический институт Академии Наук СССР в 1935 г. как *Nymphaea candida* Presl., которая распространена на Базалетском озере, как на открытых местах, на глубокой воде (2—3 м), так и среди осок (здесь мелкая форма).

До сих пор считалось, что на Кавказе встречается два вида *Nymphaea*: *N. alba* L. и *N. colchica* G. Wor. Последний вид, не описанный, а только намеченный Вороновым, приводится Гроссгеймом в его определителе „Флора Кавказа" т. II под названием *Castalia colchica* (G. Wor.). A. Grossh. (ined.) и своими признаками очень походит на *N. candida* Presl.

Вопрос о том, является ли *N. colchica* самостоятельным видом или же она есть не что иное, как *Nymphaea candida* Presl., требует дополнительного изучения.

Единственное обстоятельство, не дающее возможности решить этот вопрос, заключается в том, что *Nymphaea candida* характеризуется неотпадающими после цветения до гниения чашелистиками, тогда как не установлено, является ли этот признак характерным для *Nymphaea colchica* или нет. Это будет проверено в течение 1936 года.

3. *Sameraria armena* Desv.
Hab. Georgia orientalis: Kachetia, prope Kvareli.
Distributio in Caucaso: Azerbaidzhan, Armenia.

Растение это для флоры Грузии не указано, нет его и в гербариях Тифлисского БИНа, а также среди флоры Грузии в Ботаническом институте Академии Наук СССР в Ленинграде.

Нами это растение найдено в 1935 г.. в Кахетии, около Кварели, на известковых скалах, там же, где растет *Campanula Kantschavelii* Zagareli.

4. *Lavatera punctata* All.
Hab: Georgia orientalis: Kachethi, prope Znori.
Distributio in Caucaso: Azerbaidzhan, Abchasia.[1]

Экземпляры собраны Я. С. Медведевым в Раче, Ю. Н. Вороновым, А. Б. Шелковниковым, Липским и Бордзиловским в Абхазии.[1] Мною пересмотрены гербарные экземпляры Тифлисского БИНа и Ботанического института Академии Наук СССР в Ленинграде.

В 1934 г., нами были найдены в Кахетии (Восточная Грузия) около железнодорожной станции Цнори, в посевах, отцветшие экземпляры. Собранные семена были посеяны в отделе живой кавказской флоры Тифлисского БИНа.

Семена в 1935 г. взошли, и растения частично зацвели, другие же оказались двулетними.

5. *Jurinea mollis* Rchb.
Hab: Georgia orientalis. Kachethi, prope Kvareli.
Distributio in Caucaso: Kuban, Daghestania.

Не приводится для флоры Грузии и в гербарии не имеется. Нами это растение взято в Кахетии около Кварели, там же, где *Campanula Kantschavelii* Zagareli.

[1] До сих пор для Грузии и Абхазии в литературе не было указано.

6. *Senecio pandurifolius* C. Koch.
Hab: Georgia orientalis: prope fl. Ksani.
Distributio in Caucaso: Kuban, Circassia, Abchasia, Georgia occidentalis.

Это колхидское по типу растение приводится для западной Грузии, и оттуда же происходят гербарные экземпляры. В 1935 г. мною найдено в Ксанском ущельи около селения Икоти, на известковой скале (г. Лорцома).

7. *Aristolochia iberica* F. et. M.
Hab: Georgia orientalis: prope fl. Ksani.
Distributio in Caucaso: Georgia occidentalis, Kachetia.

Приводится для западной Грузии и для Кахетии. Нами это растение найдено в 1935 г. около Ксанского ущелья, селение Грелисхеви. *Aristolochia iberica* должна иметь большое распространение. По словам местных жителей, она применяется в народной медицине.

Как было упомянуто выше, означенное растение указывается в литературе, и гербарные материалы его собраны в Восточной Грузии (Кахетия). Мы приводим его из Карталинии, а то, что оно встречается здесь вместе с *Senecio pandurifolius* C. Koch, еще раз указывает, что Ксанское ущелье является хранилищем реликтов колхидских элементов.[1]

8. *Salvinia natans* All.
Hab: in Abchasia, prope Pitzunda.
Distributio in Caucaso: Transcaucasia occidentalis et orientalis.

Для флоры Грузии приведена только для Кахетии. Гербарные сборы оттуда же.

Нами это растение найдено совместно с экскурсией студентов научного кружка Тифлисского государственного университета в 1935 г. в Абхазии, в Пицунде, на стоячей воде.

P. P. ZAGARELI

Neue und seltene Arten aus der Flora Georgiens und des Kaukasus

Zusammenfassung

Der Verfasser behandelt in seinem Aufsatze 8 interessante Pflanzenarten aus dem Kaukasus:

Eine neue Art *Campanula **Kantschavelii*** Zagar. ist vom Verfasser in Kachetien, nahe zum Dorfe Quareli auf Kalkfelsen entdeckt.

Nymphaea candida Presl. ist im Bazalet-See gefunden. Diese Art wird zum ersten Mal für den Kaukasus angeführt.

Sameraria armena Desv., *Lavatera punctata* All., *Jurinea mollis* Rchb. waren bis jetzt nicht für Grusien angedeutet, der Verfasser hat diese Arten in Kachetien (Ost-Grusien) gefunden.

Senecio pandurifolius C. Koch, *Aristolochia iberica* F. et M. Diese Pflanzen vom kolchischen Typus wurden vom Verfasser in Kartalinien, nahe zum Dorfe Ikoti gesammelt.

Salvinia natans L. ist bis jetzt für das West-Grusien nicht angeführt; der Verfasser hat diese Urart in Abchasien, in der Nähe von Pitzunda gefunden.

---

[1] П. Цагарели. Элементы колхидской флоры в Ксанском ущелье. Вестн. Музея Грузин. 1932.

А. Д. ЛОРДКИПАНИДЗЕ

Brunnera (Anchusa) macrophylla (MB) Lordkip. как кавказский эндем

(Получено 1/II 1935)

Среди всех 40 видов рода *Anchusa* L. вид *A. myosotidiflora* занимает обособленное положение, составляя одну секцию *Myosotoides* Alph. DC.

Эта секция наиболее древняя во всем роде. Это ясно из ее обособленного систематического положения, из ее монотипности и из географического распространения единственного принадлежащего ей вида.

Действительно, вид *Anchusa myosotidiflora* Lehm. свойственен главным образом Западному Закавказью, а также Юго-Осетии, Кахетии и прибрежному Дагестану, т. е. тем местностям Кавказа, где сохранилось немало древнетретичных растений. После громадного перерыва *Anchusa myosotidiflora* встречается в Западной Сибири.

Впервые *Anchusa myosotidiflora* была найдена в Душетском районе Грузии, в широколиственных лесах по Арагве. По экземплярам из этого места она и была описана Леманом (Lehmann). Нами просмотрены следующие экземпляры с Кавказа, хранящиеся в Кавказском гербарии Ботанического института Академии Наук СССР (БИНа): Кубанский край, Карачай, ущелье р. Джалан-кол. 21. V. 1908. Е. и Н. Буш! Сев. Осетия, Алагир, леса и опушки. 4. V. 1898. Маркович! Западное Закавказье, Абхазия, Гагринский массив, р. Мамдзышха. 28. VI. 1910. Н. Попов! Бзыбский хребет, леса. Воронов! Новый Афон. Альбов! Псыртсха. 9. V. 1906. Кузнецов! Воронов! Мингрелия и Верхняя Сванетия, леса. Акинфиев! Имеретия, истоки Риона, Срединский! Батум, р. Мургул-су. 5. VI. 1902. Алексеенко и Воронов! Истоки р. Мургул-су, среди зарослей рододендрона. Алексеенко и Воронов! Юго-Осетия, буковые леса близ с. Джалабет. 26. VIII. 1928. Е. и Н. Буш! Окр. с. Фаткуджин, буковый лес Вяльвязы-кад. 27. VIII. 1928. Е. и Н. Буш! Буково-грабовый лес по р. Квириле по пути из с. Цон в с. Джалабет 16. VIII. 1928 Е. и Н. Буш! Кударский район, гора Насты-цуп, буково-еловый лес Буш-кад. 15. VIII. 1928. Е. и Н. Буш! Гора Фэтэн (в Эрцойской котловине), буковый лес. 18. VII. 1928, Е. и Н. Буш! Кахетия, верхний предел леса на Хочал-даге. 16. VI 1898. Фомин!

Anchusa myosotidiflora Lehm. свойственна главным образом буковым лесам, иногда преобладая в травянистом ярусе их. Нередко в буковых лесах ее заменяет другой древнетретичный представитель того же семейства бурачниковых, именно *Trachystemon orientalis* Don. Иногда оба растения, сходные по экологии, встречаются вместе. Оба

они широколистные и похожи одно на другое в вегетативном состоянии. Поэтому нужно знать отличия их вегетативных частей, чтобы не впасть в ошибку при составлении геоботанических описаний. Ареалы обоих этих древнетретичных растений почти совпадают.

У *Anchusa myosotidiflora* Lehm. корневище косое, толстое, покрыто остатками прежних листьев. Стебель прямой, верхняя часть стебля облиствена. Стебель, листья и их черешки шершавые от жестких волосков, на стебле и на черешках опушение менее густо, чем на пластинках листьев. Прикорневые листья на очень длинных черешках, почковидно-сердцевидные, крупные, сверху темнозеленые, снизу сероватые. При основании черешка глубокая выемка. Стеблевые листья почти сидячие овальные. Цветы на длинных цветоножках. Цветоножки длиннее цветка. Доли пятинадрезной чашечки линейные, при плодах удлинены. Трубка венчика такой же длины как чашечка, отгиб темноголубой, зев закрыт желтоватыми придатками. Орешки гладкие, овально-косые, не все развиваются, но один или два достигают зрелости.

В Сибири собран следующий материал, отнесенный к *Anchusa myosotidiflora*: окрестности Томска, Турчанинов, Крылов! В лесу по р. Кебешу, Мартьянов! Тайга по рр. Табашу, Арбашу и др. Мартьянов и др.

Уже Де-Кандолль выделил сибирскую форму как var. *grandiflora* DC. за большую величину ее цветов сравнительно с кавказской.

Стевен нашел возможным выделить из рода *Anchusa* особый род *Brunnera*, к которому отнес и кавказскую и сибирскую формы *Anchusa myosotidiflora*, придав каждой из этих форм видовое значение. Таким образом его род *Brunnera* состоит из двух видов: кавказского вида *B. myosotidiflora* (Lehm.) Stev. и сибирского вида *B. sibirica* Stev. Отделить сибирскую форму в качестве особого вида, на наш взгляд, необходимо. Действительно сибирские экземпляры отличаются от кавказских следующими признаками:

1) прикорневые листья на более длинных черешках, более удлиненные;
2) листья несимметричные, выемка при основании листа больше;
3) листья густо опушены, волоски отличаются у обоих видов;
4) окраска листьев светлозеленая, а не темнозеленая;
5) доли чашечки длиннее, чем у кавказского вида;
6) цветы гораздо крупнее;
7) стебель более явственно гранистый.

Повидимому, сибирский вид отличается от кавказского и по экологии: по словам П. Н. Крылова он растет по сырым берегам рек, болотистым лесным лугам и окраинам пихтово-еловых лесов, тогда как кавказский вид — чисто лесное теневое растение.

Приведенные отличия вполне достаточны для различения двух самостоятельных видов, причем кавказский вид должен называться не *B. myosotidiflora*, а *B. macrophylla* (MB.) Lordkip., так как последнее название на один год старше первого (MB. Fl. taur.-cauc. III, 1819, 120 sub *Myosotide macrophylla*).

Повидимому в древнетретичное время существовал общий родоначальник обоих видов, имевший широкое распространение в северном полушарии, а потом он вымер на большей части своего ареала, а на Кавказе и в Западной Сибири сохранился, причем в связи с различными физико-географическими условиями развились путем естественного отбора два замещающие вида, один на Кавказе, а другой в Сибири.

Секция *Myosotoides* Alph. DC., по А. Де-Кандоллю, занимает промежуточное место между родами *Anchusa*, *Myosotis*, *Mertensia* и *Symphytum*. Н. И. Кузнецов „Flora caucasica critica" IV, 2 (1915) 269 пишет в диагнозе этой секции: „Inflorescentia et flores *Myosotidis*, sed folia potius *Mertensiae* v. *Symphyti*."

Секция не может занимать промежуточного положения между несколькими родами. Раз это так, следовательно мы имеем дело не с секцией, а с особым родом, весьма древним, совмещающим признаки нескольких родов.

К этому роду *Brunnera* Stev., кроме наших двух видов *B. macrophylla* (MB.) Lordkip. и *B. sibirica* Stev., относится, по А. Де-Кандоллю, вид *Anchusa neglecta* A. DC. Н. И. Кузнецов l. c. тоже говорит: „этот вид (*A. myosotidiflora*), вместе с *A. neglecta*, несомненно, занимает обособленное положение".

Однако при изучении материала БИНа по виду *A. neglecta* A. DC. выяснилось, что это настоящая *Anchusa* и от видов, относимых нами к роду *Brunnera* Stev., отличается целым рядом существенных признаков:

У *A. neglecta* A. DC.:	У рода *Brunnera* Stev.:
1. Соцветие неветвистое	Соцветие ветвистое
2. Чашелистики линейные	Чашелистики ланцетные
3. Все 4 орешка развиты	Развит только один орешек
4. Столбик более или менее длинный	Столбик короткий
5. Края листьев зубчатые	Листья цельнокрайние
6. Есть некоторое различие и в опушении.	

Таким образом относить *A. neglecta* A. DC. к роду *Brunnera* Stev. нет оснований.

A. D. LORDKIPANIDZE

Brunnera (Anchusa) macrophylla (MB.) Lordkip., als eine für den Kaukasus endemische Art

Zusammenfassung

Der Verfasser ist nach seiner eingehenden Untersuchung zum Schluss gekommen, dass die sibirische *Anchusa myosotidiflora* von der kaukasischen sehr verschieden ist. Es sind zwei besondere Arten, welche morphologisch und geographisch weit entfernt voneinander stehen.

Die Section *Myosotoides* A. DC., zu welcher beide Arten angehören, muss als besondere Gattung betrachtet werden, welche schon von Chr. Steven lange unter dem Namen *Brunnera* Stev. anerkannt wurde. Diese Gattung besitzt Merkmale von verschiedenen Gattungen: *Anchusa*, *Myosotis*, *Mertensia* und *Symphytum*. Schon deshalb darf man sie nicht „Section" nennen, sondern als eine selbstständige Gattung ansehen.

Also haben wir die Gattung *Brunnera* Stev. mit zwei Arten: *Brunnera macrophylla* (MB.) Lordkip. und *B. sibirica* Stev. Die Art *Anchusa neglecta* A. DC. ist jedoch eine echte *Anchusa*-Art.

Н. Я. КАЦ

Болота Европейской части Союза ССР

1. ТИПЫ ТОРФЯНО-БОЛОТНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ И ИХ ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

С 1 картой

(Получено 21/IV 1935)

Предисловие

После опубликования моей работы об олиготрофных сфагновых болотах европейской части СССР в 1928 прошло 7 лет. За это время мне удалось во время поездки 1932 г. познакомиться с бугристыми болотами и более северными типами тундровых болот нижнего течения Печоры, а также собрать значительный материал наблюдений по эвтрофным и отчасти олиготрофным болотам в бассейне рр. Вычегды и Печоры (р. Ижма). Наконец, в течение поездок 1928—1931 гг. я ознакомился с Hochmoor'ами средней части Ленинградской области. За эти же 7 лет были произведены многочисленные геоботанические исследования тундр Северного края ленинградскими геоботаниками, давшими богатый материал и по тундровым болотам, о которых до этого времени почти ничего не было известно. Появилась важная сводка Ю. Цинзерлинга (1934), освещающая в значительной степени своеобразные, сложные и мало исследованные типы болот севера Ленинградской области и их географическое распределение. Наконец, за последнее время изучены интересные районы, как район Ленинградской Прибалтики и Архангельска и подытожен большой фактический материал Наркомзема по характеристике торфяных фондов главным образом средней и южной части лесной зоны Союза. Все сказанное позволило углубить и расширить работу, опубликованную автором в 1928 г., и дать ей отчасти иное содержание, а именно:

1. Распространить плакорные болотные зоны на всю европейскую часть Союза от крайнего севера до крайнего юго-востока, захватив, кроме лесной зоны, область тундры с одной стороны, и степную и солончаково-солонцовую зоны — с другой.

2. Детализировав выделенные в 1928 г. зоны, оказалось возможным нанести их границы на карту (см. стр. 294 и 295), чего раньше нельзя было сделать из-за недостатка данных.

3. К характеристике зон привлечены, насколько возможно, не только олиготрофные и их замещающие северные типы, но также и мезо- и эвтрофные, а равным образом засоленные болота. Раньше (1928) я оперировал лишь с олиготрофными типами.

4. Зоны охарактеризованы здесь не только на основании растительности болот, но и рядом моментов, относящихся к торфяной за-

Болотные зоны и области европейской части Союза ССР

I зона. Осоковые заболоченные земли Большеземельской арктической тундры

I—1. Область осоковых заболоченных земель Югорского побережья и о. Вайгач.
I—2. Область осоковых заболоченных аемель Пай-хое н Карского побережья.

II зона. Торфяники типичной тундры с мерзлыми дикраново-лишайниковыми буграми и мочежинами

II—1. Северная Большеземельская область торфяников с дикраново-лишайниковыми буграми.
II—2. Южная Большеземельская область торфяннков с дикраново-лишайниковыми буграми.
II—3. Малоземельская область торфяников с дикраново-лишайниковыми буграми.
II—4. Область торфяников северного Канина с дикраново-лишайниковыми буграми.
II—5. Область торфяннков с дикраново-лишайниковыми буграми острова Колгуева.

III зона. Торфяники с крупными мерзлыми буграми и мочежинами

III—1. Большеземельская область крупнобугристых торфяников.
III—2. Тиманско-Мезенская область крупнобугристых торфяников.
III—3. Область крупнобугристых торфяников среднего и южного Канина.
III—4. Зимнебережная область крупнобугристых торфяинков.
III—5. Область крупнобугристых торфяников Кольской тундры.
III—6. Область крупнобугристых торфяников и лапландских аапа Кольской лесотундры.

IV зона. Аапа-торфяники северной тайги

IV—1. Область Припечерских аапа.
IV—2. Область лапландских аапа лесной Колы.
IV—3. Область карельских аапа Северной Карелии.

V зона. Олиготрофные торфяники таежной полосы с комплексами гряд и мочежин

V—1. Печорско-Онежская область олиготрофных сфагновых грядово-мочежинных торфяннков.
V—2. Прибеломорская область олиготрофных торфяников с лишайниково-сфагновыми грядами, мочежинами и озерками.
V—3. Область карельских массивов смешанного типа.
V—4. Прибалтийская область олиготрофных торфяников с лишайниково-сфагновыми грядами, мочежинами и озерками.
V—5. Ладожско-Ильменско-Западнодвинская область олиготрофных сфагновых грядово-мочежинных торфяннков.
V—6. Среднерусская область олиготрофных сфагновых болот.

VI зона. Эвтрофные и сосново-сфагновые торфяники юга хвойной зоны

VI—1. Камско-Ветлужская область эвтрофных и сосново-кустарничково-сфагновых торфяников.
VI—2. Московско-Верхнеднепровская область эвтрофных и сосново-сфагновых торфяннков.
VI—3. Среднеднепровско-Припятская область эвтрофных и олиготрофных сосново-пушицевых сфагновых торфяников.

VII зона. Эвтрофные сосновые торфяники и тростинковые болота широколиственных лесов и лесостепи

VIII зона. Прибрежноводные тростниковые болота и засоленные болота степной полосы

VIII—1. Область редких тростниковых и засоленных болот степной зоны.
VIII—2. Прикаспийская область сплошных засоленных и тростниковых болот.



Болотные зоны и области европейской части Союза ССР.

лежи. Таким образом в настоящей статье дается попытка широкого торфяно-болотного районирования.

Настоящая работа является, без сомнения, только предварительной попыткой такого районирования. Недостаток фактического материала, особенно по торфяной залежи, позволяет зачастую лишь весьма суммарно характеризовать зоны. Самые границы зон проведены во многих случаях провизорно по ботанико-географическим, отчасти топографическим, геологическим и другим границам и подлежат в дальнейшем уточнению и исправлению. Если настоящая работа облегчит как болотоведам, так и геоботаникам, ориентировку в разнообразии болотных типов и их распределении по территории европейской части Союза и послужит стимулом для дальнейшего углубления и исправления как фактических данных, так и выводов общего характера, автор будет считать свою задачу выполненной.

Материал, положенный в основу этой статьи, послужил частично предметом моих докладов: 1) в Ленинграде в Ботаническом институте Академии Наук СССР в январе 1934 г. и 2) в Москве н Болотной комиссии Международной ассоциации почвоведов 3 мая 1934 г.

В процессе работы мне пришлось пользоваться сведениями и указаниями следующих лиц: В. Андреева, Г. Ануфриева, И. Богдановской-Гиенэф, Д. Виленского, Б. Городкова, А. Дедова, Р. Еленевского, А. Корчагина, Е. Лавренко, А. Леонтьева, П. Никольского, Ф. Самбука, З. Смирновой, С. Тюремнова, А. Шенникова, Ю. Цинзерлинга. Всем указанным лицам я выражаю свою искреннюю благодарность, особенно же В. Андрееву, Б. Городкову, А. Корчагину, Е. Лавренко, Ф. Самбуку, Ю. Цинзерлингу, взявшим на себя немалый труд по просмотру моих предварительных очерков по некоторым районам, а также по просмотру и уточнению границ некоторых болотных зон и областей на карте. Данные, сообщенные мне отдельными лицами, более подробно оговорены мною в тексте.

Первоначально я предполагал ограничиться характеристикой торфяно-болотных областей и зон. Впоследствии содержание работы было расширено, причем дополнительно были введены: 1) описание и классификация болотных ценозов европейской части Союза, 2) закономерности структуры болотных ценозов на основе изучения слагающих их компонентов. Эти две главы печатаются теперь как самостоятельная статья.

I. ВВЕДЕНИЕ

При исследовании болот нередко отделяют изучение торфяной толщи, так называемой залежи (это изучение часто неправильно называют геоботаническим исследованием болот), от изучения растительного покрова болота, его ассоциаций и комплексов их. При этом некоторые научно-исследовательские учреждения по торфу, имея в виду обслуживание торфяной промышленности, считают зачастую настоящее геоботаническое исследование болот, т. е. изучение растительных ценозов их, для себя ненужным и предоставляют подобные исследования другим учреждениям. Если с такого рода умалением значения изучения растительного покрова нельзя согласиться даже при обслуживании торфяной промышленности, то тем большее значение приобретает растительный покров при исследовании болот для нужд сельского хозяйства, и особенно при сплошных маршрутных геоботанических исследованиях для геоботанического картирования. Для нас совершенно очевидно, что при всяком научном исследовании

болота объектами изучения должны служить и залежь и растительный покров. Тогда его результаты могут быть использованы сразу и торфяной промышленностью, и сельским хозяйством, и для нужд геоботанического картирования, и в целях мелиорации в широком смысле слова.

Основной предпосылкой планирования торфяной промышленности является прежде всего статистика торфяных залежей или учет торфяных фондов, а в дальнейшем выделение естественных торфяных районов, т. е районированце торфяных залежей. Такое же планирование должно быть проведено и в мелиорации—здесь на основе учета не только торфяников, но также и заболоченных пространств других категорий с конечной перспективой уже торфяно-болотного районирования. Наконец, итогом геоботанического исследования между прочим является геоботаническое районирование, для которого в северных сильно заболоченных районах изучение болот дает важнейший, необходимый материал.

Для дробного торфяно-болотного районирования всей европейской части Союза в настоящее время недостает фактических данных. Попытка же широкого торфяно-болотного районирования дается в настоящей работе. По ряду соображений приходится признать целесообразным класть в основу подобного широкого районирования географические типы болот, выделенные прежде всего по признаку растительного покрова, внешней морфологии болот, по характеру их микрорельефа, отчасти их водного режима и некоторых других признаков, как это сделано мною прежде (Н. Кац, 1928). Эту характеристику типов болот в ряде случаев оказалось возможным дополнить признаками строения торфяной залежи. Важными элементами, характеризующими болотные зоны и области, являются кроме типов болот следующие элементы: общая заболоченность, соотношение площади заболоченных пространств и торфяников, некоторые числовые показатели, как размеры отдельных болотных массивов, глубина их, наличность определенных типов торфа и пр. Таким образом статья представляет попытку синтеза наших сведений о торфяниках и заболоченных землях, сделанную в географическом разрезе. По нашему мнению, лишь та научно-исследовательская работа по изучению болот является полноценной, которая ведется в духе одновременного комплексного изучения всех сторон сложного синтетического целого — болота: растительности, залежи и пр. Лишь эта работа при условии объективного и полного использования уже накопленного богатого фактического материала приводит в конечном итоге к торфяно-болотному районированию на основе географических типов болот, районированию, дающему необходимый материал и для мелиорации, и для торфяной промышленности, и для сельского хозяйства, и для геоботаники. Попытка широкого торфяно-болотного районирования в настоящей статье имеет целью дать общую сводку имеющегося материала и общую географическую схему распределения торфяно-болотных образований. Эта схема, как надеется автор, должна послужить придержкой для дальнейших работ этого рода и, естественно, в дальнейшем подвергнуться уточнениям и дополнениям (см. табл. на стр. 338 и текст к ней, стр. 342).

Идея зон при районировании обширных плакорных пространств, европейской и азиатской частей Союза прочно утвердилась в геоботанической и почвенной литературе. Это районирование проводится в геоботанике на основе водораздельных так называемых плакорных типов растительности, как леса, степи и пр. Замечательно, что при

выделении растительных зон в европейской части Союза и особенно при их номенклатуре до сих пор болотной растительности почти не уделяется внимания (см. например карту В. Алехина). Это игнорирование болот не оправдывается ни той ролью, которую они играют в ландшафте (в некоторых зонах они занимают не менее половины всей территории), ни тем значением, которое имеют типы болот при характеристике отдельных зон. Отмеченное обстоятельство должно быть непременно учтено при дальнейших опытах крупного районирования. Болота должны быть введены в характеристику зон как необходимый признак и должны войти в название северных зон Союза.

Всюду в дальнейшем мы считаем ботанико-географические зоны (например лесную, степную) и подзоны — понятиями географическими, а не геоботаническими. Каждая такая зона включает различные типы растительности, например зона тундры — незаболоченные тундровые ценозы на минеральной почве, болотные ценозы, луговые ценозы и др.

В тексте всюду принято следующее подразделение понятия „болото", может быть недостаточно выдержанное логически и геоботанически, но удобное практически.

1. *Торфяники* — со слоем торфа свыше 0,5 м.

2. *Заболоченные земли* — с влаголюбивой или смешанной (влаголюбивой и мезофильной растительностью (со слоем торфа или торфянистого гумуса, мощностью не более 0,5 м.

Сюда относятся болота с гигрофильной растительностью, заболоченные леса, заболоченные луга, торфяные тундры.

3. *Заболоченные воды*, заселенные гидрофильной растительностью без торфа или с маломощным слоем лимнического или лимническо-тельматического торфа. Сюда отиосятся например плавни.

Необходимым признаком этих трех подразделений является господство гидро- или гелофитов. В некоторых случаях (например заболоченные леса) наряду с последними распространены и мезофиты.

4. *Солончаки*.

II. ОПИСАНИЕ ТОРФЯНО-БОЛОТНЫХ ЗОН И ОБЛАСТЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СОЮЗА

Перехожу теперь к описанию торфяно-болотных зон и областей. Последних я насчитываю 28, а зон 8, считая с севера на юг.

I зона. **Осоковые заболоченные земли арктической Большеземельской тундры**

Эта зона занимает на материке две подзоны В. Андреева (1932): 1) подзону моховых и осоковых и 2) подзону осоковых и полигональных тундр, т. е. иначе говоря, область арктической тундры. За южную границу этой зоны на материке мы принимаем условно пока южную границу подзоны моховых и осоковых тундр В. Андреева (1932, а).

К этой же болотной зоне относится остров Вайгач и, вероятно, южный остров Новой Земли. Характерная черта этой зоны — сильное развитие заболоченных водораздельных пространств с осоковыми ценозами с арктической *Carex aquatilis stans* на маломощном торфе, лежащем на вечно мерзлом оглеенном субстрате при почти полном отсутствии живых торфяников. Торфяники здесь главным образом реликтовые,

останцы более теплого климатического периода. Ничтожная, приближающаяся к нулю величина дроби $\frac{\text{площадь торфяников}}{\text{площадь болот}}$, характерная особенность этой зоны, есть следствие сурового климата арктики, неблагоприятного для торфонакопления. Однако этот же климат с пониженной испаряемостью и повсеместной вечной мерзлотой вызывает громадную поверхностную заболоченность. С грубым приближением, притом в сторону преуменьшения, мы оцениваем ее в среднем в 50%. Для отдельных частей зоны В. Андреев (1932) дает процент площади осоковых болот, равный 65,4 и 41,8, и считает заболоченность, доходящую до 70—90%, типичной для этой зоны.

Промышленного значения торфяные запасы зоны не имеют. В ближайшее время осоковые пространства могут быть использованы как оленьи пастбища.

Зону можно разделить на две области: 1) северную и 2) южную.

I—1. Область осоковых заболоченных земель Югорского побережья и о. Вайгач

Эта область более или менее совпадает с подзоной осоковых и полигональных тундр В. Андреева и занимает берега Югорекого пролива и о. Вайгач. Здесь осоковые, мокрые, водораздельные пространства чередуются с полигональными тундрами.

I—2. Область осоковых заболоченных земель Пай-хое и Карского побережья

Территориально она входит в подзону моховых и осоковых тундр В. Андреева и располагается южнее первой области, занимая хребет Пай-Хое и побережье Карского моря. Здесь моховые тундры занимают повышения рельефа, осоковые же располагаются ниже.

II зона. **Торфяники с мерзлыми дикраново-лишайниковыми буграми и мочежинами**

Эта зона типичной тундры занимает в Большой Земле подзоны моховых и ерниковых тундр и северную лесотундру, а в Малой Земле подзону мохово-ерниковых и моховых тундр (терминология подзон по В. Андрееву, 1932). Сюда же относится и северный Канин, а также и о. Колгуев. Таким образом эта болотная зона занимает в общем типичную тундру Л. Берга (1931), а также северную лесотундру или южную тундру Л. Берга. Южная граница болотной зоны намечена здесь по северной границе повсеместного распространения крупно-бугристых болот,[1] которая, по данным экспедиций Академии Наук последних лет, в общих чертах совпадает как в Большеземельской, так и в Тиманской тундре с северной границей леса. Эта граница ближе к Уралу (верховья р. Усы) проведена мною за недостатком данных по северчой границе южной лесотунды В. Андреева, а далее на запад до Печоры и западнее ее идет по северной границы леса[2] (по данным экспедиций Академии Наук последних лет) до бедного болотами Тимана; дальше на запад в об-

---

[1] Севернее они распространены в общем спорадически.

[2] Эта граница на карте проходит несколько южнее, чем граница лесов на карте Ф. Самбука и А. Дедова (1934), расходясь с нею maximum на 25 км.

ласти Тимана она условно показана пунктирной линией и является северной границей Тиманско-Канинской лесотундры В. Андреева. Для этой болотной зоны характерно широкое распространение своеобразных торфяников со сравнительно невысокими обычно от 1 м и ниже торфяными грядами или буграми с дикраново-лишайниковым покровом и неглубокой вечной мерзлотой. Эти гряды более или менее мозаично чередуются в комплексе с мочежинами с торфяным дном. В этих мочежинах на севере зоны мерзлота спускается к осени до 1—1,5 м, на юге же, возможно, мочежины оттаивают до дна. Торфяники этого типа в подходящих условиях рельефа являются господствующим типом растительности на водоразделах. Заболоченность зоны характеризуется следующей таблицей, составленной по данным В. Андреева, где мною суммированы два типа болот, различаемых им в отдельных подзонах, входящих в нашу болотную зону.

Западная часть Большой Земли

Название тундр	Подзоны		
	Северная лесотундра	Ерниковая тундра	Моховая тундра
Торфяно-бугристые тундры	52,5	13,5	—
Осоковые тундры	0,1	3,7	8,9
Вместе	52,6	17,2	8,9

Восточная часть Большой Земли

Название тундр	Подзоны		
	Северная лесотундра	Ерниковая тундра	Моховая тундра
Торфяно-бугристые тундры	44,9	16,0	7,8
Осоковые тундры	0,7	2,8	23,5
Вместе	45,6	18,8	31,3

Заболоченность рассматриваемой зоны по данным таблички в различных своих частях колеблется в круглых числах от 10 до 50%. Однако фактический процент заболоченности выше этих цифр, потому что сюда надо прибавить еще заболоченные земли с маломощным слоем торфа, входящие в другие типы растительности (например ерниковую тундру и пр.) и не вошедшие в подсчет. Думается, что с этой поправкой заболоченность зоны в среднем близка к 50%, а может быть и выше и следовательно не уступает описанной выше зоне. Эта громадная заболоченность и здесь вызывается суровым климатом со слабой испаряемостью и сплошной мерзлотой. Это влияние климата, благоприятствующее заболачиванию, нивелирует, до известной степени, влияние рельефа. От заболоченности свободны лишь наиболее крутые склоны и вершины гор, равнинные же мест-

ности захвачены сплошной заболоченностью, достигающей, например, в Вангурейской лапте 80%. Из этой цифры заболоченности значительный процент падает на торфяники. Последние составляют по площади значительную часть того, что в предыдущей таблице названо торфяно-бугристыми тундрами. Более точные данные об относительной площади торфяников имеются для северной части Малоземельской тундры (районы кочевок Ядей-Илеж и рыбопункты побережья Седуй и Пыты). Ц. Минкина по сделанным ею маршрутам указывает, что 50—80% всей площади занято торфяными почвами, на торфяиики же приходится от 10 до 30—40% всей площади. Таким образом по сравнению с предыдущей зоной процент торфяников в рассматриваемой зоне повышается не только абсолютно, но и сравнительно с другими категориями заболоченных земель, что является следствием менее сурового климата, допускающего торфонакопление. На это указывает и значительная мощность здешних торфяников. Правда, глубины торфа, приводимые для Вангурея [максимальные до 6 м и обычные 3—5 м (В. Андреев 1933), а для северной части Малой Земли — 5 м и более (Ф. Самбук, 1933)], скорей являются исключением, но и цифры Ц. Минкиной для Малой Земли (макс. 2,5—3,0 м), лучше характеризующие действительные соотношения, все же достаточно высоки. Для зоны характерно, что повышения микрорельефа болот покрыты дикрановым и лишайниковым покровом. Таким образом торфонакопление здесь сильно ограничено. Торфогенный покров из сфагнума на повышениях микрорельефа, как правило, не развивается здесь вследствие сурового климата и заменяется лишайниками и дикранами. В мочежинах наряду с покровом из разных *Bryales* широко развит и сфагновый покров. Здесь происходит и торфонакопление. Для зоны характерно постоянное присутствие на повышенных частях рельефа поверхностного слоя тундрового дикранового торфа, не свойственного вообще более южным зонам и образовавшегося, вероятно, в эпоху послеледникового ухудшения климата, соответствующую может быть субатлантическому периоду. Вообще для зоны в целом характерны эвтрофные торфа, а это указывает, что и в прошлом, как и теперь, суровый климат не благоприятствовал образованию олиготрофных сфагновых торфов. Последние, впрочем, местами пользуются еще широким распространением, например на севере Малой Земли (Ц. Минкина), встречаются они и в Большой Земле (В. Андреев, 1933). Как здесь, так и там, эти торфа залегают обычно под слоем дикранового торфа. В нижних слоях залежи в Большой и Малой Земле часто встречаются древесные остатки и даже древесные торфа, что указывает на облесенность тундры в прошлом.

Важнейший тип болот в средней части зоны суть болота с дикраново-лишайниковыми, вечно мерзлыми, сравнительно невысокими грядами (или буграми), чередующимися в комплексе с гипновыми или сфагновыми мочежинами с ярусом *Carex rotundata*, *Carex rariflora*, *Eriophorum russeolum* и нек. др. Из других типов болот отметим осочники с *Carex aquatilis* на местах заболоченных тундровых озер и в других условиях. На севере зоны при переходе ее в более северную болотную зону (см. выше) осочники становятся преобладающим типом заболоченных пространств. Из более южной зоны в рассматриваемую зону заходят крупнобугристые болота, как кажется, главным образом двух типов: 1) комплексами крупных мерзлых бугров и озерков (этот тип широко распространен в Малой Земле), 2) с комплексами крупных эродируемых бугров и мочежин с зарослями *Carex aquatilis* [эрозионный комплекс Ф. Самбука (1933)].

Крупнобугристые болота этой зоны, повидимому, часто реликтового характера. Бугры здесь являются останцами от ранее сплошной поверхности болота, разрушенной водой в позднейшую эпоху ухудшения климата. Южнее в следующей зоне эти крупные бугры большей частью являются новообразованиями. Из заболоненных земель заслуживают упоминания: 1) кустарниковые ивняки с ярусом *Salix lapponum, Salix phylicifolia, Salix lanata* и др., ценные оленьи пастбища; 2) группа ассоциаций со сфагновым покровом, особенно распространенных на юге зоны в лесотундре и в ерниковой подзоне. Здесь выделяется кустарничковая сфагновая тундра: a) с ерником и b) с *Ledum palustre* и травянистая сфагновая тундра с *Luzula Wahlenbergii* (Ф. Самбук in litteris). В растительном покрове болот этой зоны всецело преобладают арктические виды: *Empetrum nigrum, Betula nana, Rubus chamaemorus, Carex rotundata, Carex rariflora, Eriophorum russeolum* и нек. др. Многие же важнейшие ассоциации растений болот лесной зоны, как *Cassandra calyculata, Scheuchzeria palustris* и др., совершенно не характерны для этой зоны. Болота этой зоны в естественном виде являются оленьими пастбищами, частью летними, частью переходными, в общем средних бонитетов. Торфа северной части Малой Земли обнаружили удовлетворительные топливные показатели, что открывает перспективы использования этих болот на топливо. Подстилочные торфа тундры современем найдут применение в сельском хозяйстве.

Болотная зона делится на 5 областей: II — 1. Северная Большеземельская область торфяников с дикраново-лишайниковыми буграми. Здесь широко развиты наряду с основным типом болот осоковые пространства с *Carex aquatilis*. Эта область представлена лишь в Большой Земле и соответствует подзоне моховых и ивняковых тундр В. Андреева (1932). Южная граница этой области (по Ф. Самбуку и А. Дедову 1934) более или менее совпадает с северной границей осочников с *Carex caespitosa*, сфагновой тундры с *Carex globularis* и мочежинных комплексов с *Ledum palustre* на понышениях микрорельефа. В мочежинных комплексах этой области последний вид редок, тогда как для аналогичных комплексов следующей области он весьма характерен.

Две следующие области образуют южную подзону нашей болотной зоны. Осочники с *Carex aquatilis* представлены здесь слабо и сходят на-нет на юге этой подзоны, в лесотундре. Широко распространена здесь сфагновая торфянистая тундра и ее багульниковая разность. Эта подзона, как указано, делится на две области:

II — 2. Южную Большеземельскую область торфяников, с дикраново-лишайниковыми буграми, совпадающую с ерниковой подзоной и северной лесотундрой Большой Земли В. Андреева (1932), и

II — 3. Область малоземельскую, занимающую моховую и мохово-ерниковую, тиманскую подзоны того же автора

II — 4. Область Северный Канин. Здесь преобладают заболоченные пространства с мелким торфом и с господством *Carex aquatilis, Eriophorum Scheuchzerii, E. russeolum, C. rotundata* и др., а местами и с *Calamagrostis neglecta* (В. Андреев, 1931). Особенностью области является редкость *Ledum*.

II — 5. Остров Колгуев.

На Колгуеве (З. Смирнова in litteris 4/IV 1934 г.) значительно распространены болота с *Carex aquatilis* без торфа или со слоем последнего всего в несколько сантиметров. Кроме этого здесь встре-

чаются небольшие торфяники с вечной мерзлотой на 20—30 см от поверхности. На этих торфяниках небольшие кочки в 10—35 см высоты и до 1 м в диаметре покрыты *Dicranum elongatum* и *Ochrolechia tartarea* с господством морошки. Эти кочки чередуются с понижениями с *Carex rariflora.* Подобные торфянини местами размываются, и в таких размытых мочежинах встречаются заросли *Carex aquatilis.* Эти торфяники более или менее близки к дикраново-лишайниковым мочежинным торфяникам, описанным мною выше.

III зона. **Торфяники с крупными мерзлыми буграми и мочежинами**

Эта зона протянулась в меридиональном направлении на громадное расстояние от Урала до границы с Финляндией (откуда она продолжается и дальше на запад) с перерывом у Белого моря и занимает южную лесотундру и север лесной зоны.

Северная граница этой зоны, там где она не образована морем, проведена по северной границе лесов или по северной границе южной лесотундры (см. выше). Южная граница зоны к востоку от Печоры проведена по данным Ф. Самбука (1932) и идет в общем по 66-й параллели, отклоняясь, повидимому, в области р. Усы от нее к югу (пунктирная линия) (Б. Городков in litteris 11/I 1934 г.).

К западу от Печоры эта граница служит прямым ее продолжением к востоку от Печоры (письменные сообщения А. Дедова, В. Андреева 1/I 1933 г.) и проведена в общем по данным А. Корчагина (22/II 1934 г. in litteris). Затем следует перерын в распространении крупнобугристых болот в области Тимана (А. Дедов in litteris). Далее на запад до Мезени граница проведена по данным А. Корчагина по южной границе его Мезенской южной лесотундры (район 18-й А. Корчагина, 1933 г.) и согласно его письменному сообщению. К западу от Мезени граница зоны проходит несколько севернее южной границы зимнебережской лесотундры А. Леонтьева (1933 г.) и нанесена согласно его письменному сообщению от 18/XII 1934 г. После перерыва зона появляется вновь на Кольском полуострове. За ее южную границу принята здесь южная граница лесотундры Ю. Цинзерлинга (1934).

Характерным признаком этой зоны является присутствие на водоразделах особых болот с комплексамн крупных и высоких (до 3 м и выше) вечно мерзлых торфяных бугров и разного рода мочежин с оттаивающим большей частью к концу лета торфом. Эти комплексы имеют обычно сложную структуру и пестро сочетаются в пространстве с комплексами иных типов. Обычно в них мы встречаем кроме мочежин и крупных бугров вкрапленными еще невысокие мерзлые сфагновые или лишайниковые или дикраново-политриховые часто со значительной примесью лишайников кочки или гряды. В Кольской тундре и, вероятно, всюду на западе зоны в крупно-бугристых комплексах встречаются еще плоские, невысокие, дикрановые бугры. Повсюду мы имеем все переходы от крупных бугров к небольшим кочкам. Мочежины в комплексах с крупными буграми бывают олиготрофными со сфагновым покровом или эвтрофными разиого типа (в том числе и типа Rimpi), что особенно характерно для смешанных аапа-бугристых комплексов Колы. Все сказанное указывает на значительную сложность и разнообразие крупнобугристых комплексов. К этому необходимо добавить, что эти комплексы нередко сочетаются в пространстве с иного рода комплексами, свойственными иным зонам, и часто даже вкраплены в эти последние комплексы. В области

Нижней Печоры крупнобугристые комплексы чередуются или вкраплены в комплексы лишайниковых и сфагновых гряд и мочежин или в комплексы, состоящие только из сфагновых гряд и мочежин. К востоку от Печоры, повидимому, широко распространены комбинации крупнобугристых комплексов с комплексами олиготрофных сфагновых кочек и мочежин. На Коле встречаются чаще комбинации аапа с крупнобугристыми комплексами, чем болота, занятые сплошь каким-либо одним из названных комплексов. Таким образом для рассматриваемой болотной зоны характерна пестрота сложения болотных массивов, которые при движении на юг и, вероятно, также и на север постепенно изменяют свой характер, теряя крупные бугры и заменяясь характерными для иных зон типами болот. Сказанное крайне затрудняет оценку пространственной роли крупнобугристых болот в зоне. Несомненно, однако, что далеко не везде они являются господствующими, но часто играют лишь подчиненную роль в виде островков в комбинированных массивах вышеописанного характера. Тем не менее крупные, издалека видные бугры — характерный ландшафтный признак, оправдывающий название зоны. Цифровых данных по заболоченности не только всей зоны в целом, но и для отдельных ее областей не имеется. Вероятно, эта заболоченность не менее, чем в двух рассмотренных выше зонах, и во всяком случае выше, чем в зоне выпуклых олиготрофных болот.

По данным почвоведов, заметное падение заболоченности начинается к югу от 64-й (Л. Прасолов, 1927) или 63-й (А. Красюк, 1933) параллели, т. е. уже вне пределов рассматриваемой болотной зоны. При приближении к ее южной границе общая заболоченность быстро возрастает. А. Красюк считает основным признаком его субтундры (провинции торфяно-подзолистых почв, соответствующей лесотундре) громадную заболоченность, притом в значительной части поверхностную, характеризующуюся неглубоким торфяным слоем. Подобный характер болотистости наблюдается, по Красюку, в лесотундре до 66-й параллели или несколько южнее ее, т. е. приблизительно до южной границы крупнобугристой зоны.

На почвенной карте Л. Прасолова наша зона занята сплошь заболоченными подзолистыми почвами, которые к югу от нее начинают уже перемежаться с незаболоченными минеральными и отчасти торфяно-болотными почвами. Если даже далеко не все почвы, относимые почвоведами к категории заболоченных подзолистых, являются заболоченными землями в нашем смысле слова и если поэтому мы не можем считать болотистость нашей зоны близкой к 100%, как следует из карты Прасолова, то все же она весьма велика. Цифры заболоченности, равные 44,3% и 70%, которые дает Д. Герасимов (1932) для всего Северного края (эта административная область к югу далеко выходит за пределы нашей болотной зоны) и б. Архангельской губ., могут близко характеризовать болотистость крупнобугристой зоны. На основании сказанного, оценивая общую заболоченность зоны в 50% (торфяники и заболоченные земли), мы скорее ее преуменьшаем. Для отдельных районов эта заболоченность, несомненно, много выше. По данным почвоведов, для данной зоны характерно громадное, почти сплошное распространение поверхностной заболоченности или болотистых почв. Несомненно значительная часть из них принадлежит к заболоченным землям в нашем смысле слова, и процент участия их в общей заболоченности весьма велик. В этом проявляется сходство крупнобугристой зоны с более северными болотистыми зонами. Тем не менее участие торфяников в об-

щей площади заболоченных пространств здесь несомненно возрастает по сравнению с северными зонами. Это следствие более мягкого и благоприятного для торфонакопления климата. Этим же объясняется и большая мощность торфяников, которая в ряде случаев приближается к выпуклым торфяникам лесной зоны. Так, на Нижней Печоре между Мещанским и Новым Бором мною и Ц. Минкиной (экспедиция Всесоюзного института торфа, 1932) была установлена средняя глубина по данным целого ряда болотных массивов свыше 1,5 м. Далее к северу (Марьица и Харьяга) мы получили средние глубины в 1,13 и 1,4 м. Максимальная глубина торфа, отмеченная нами на Нижней Печоре, свыше 4 м. Как отмечалось выше, в крупнобугристых болотах зоны вечная мерзлота встречается островками, залегая под буграми и отсутствуя обычно в торфе мочежин, оттаивающих к осени до дна. Бóльшее количество тепла за вегетационный период, чем в более северных зонах, вызывает здесь образование значительных количеств талой воды. Последняя, замерзая и расширяясь при этом, производит вспучивание почвы и торфа и вызывает образование торфяных бугров. Этот процесс протекает здесь вследствие указанной особенности климата энергичнее, чем в более северных широтах, и потому бугры дорастают до громадных размеров, сообщая болотам зоны крупнобугристый характер. В северных зонах болота преимущественно мелкобугристые. Южнее же зоны крупнобугристых болот встречаются торфяники с оттаивающими невысокими, редко выше 0,5 м, кочками или грядами. Процессы замерзания воды и взбугривание торфа здесь затухают. Таким образом в крупнобугристой зоне процессы замерзания талой воды выражены наиболее сильно и приводят к наиболее грандиозным результатам.

Накопление торфа или торфогенный процесс в пределах зоны протекает в настоящее время не только в мочежинах, как в предыдущей зоне, но и в широких размерах и на первых стадиях формирования кочек. Торфогенный сфагновый покров одевает невысокие растущие сфагновые кочки. Дальнейший рост их вверх идет уже под влиянием мерзлоты, и торфогенный покров быстро сменяется уже не дающим сколько-нибудь заметного прироста покровом лишайников и других растений, одевающих высокие бугры. Большая распространенность и длительность торфообразовательного процесса по сравнению с северными широтами зависит от более благоприятных климатических условий.

Сфагновые олиго- и мезотрофные торфа в общем широко распространены в крупнобугристой зоне и достигают значительной мощности. Крупные бугры часто в главной массе сложены мало разложившимися олиготрофными, сфагновыми торфами (часто преобладает *Sphagnum fuscum*), как это отмечалось O. Kihlmann для Колы (1890), Г. Танфильевым для южного побережья Чешской губы (1911) и как это установлено нами для Нижней Печоры. Сфагновые торфа слагают часто и невысокие кочки и гряды олиготрофных мочежинных комплексов этой зоны. Сфагны иногда являются важным компонентом и в торфах мочежин, например по нашим данным, по Нижней Печоре. Значительная роль сфагнов, в частности олиготрофных, в современном растительном покрове и в торфе указывает на более мягкий климат зоны, вероятно, на большую сумму температур вегетационного периода как в настоящем, так и в прошлом.

Главные образователи ассоциаций лесной зоны большей частью отходят на задний план в полосе крупнобугристых болот, и господство переходит к арктическим и субарктическим видам как *Betula*

nana, Empetrum, Rubus chamaemorus, Carex rotundata, C. rariflora, Eriophorum russeolum, из сфагнов к *Sphagnum Lindbergii, Sph. balticum, Sph. fuscum.* Из массовых видов олиготрофных болот лесной зоны нередка еще *Cassandra* в южной части данной зоны; на севере зоны она сходит на-нет. На западе зоны она совершенно не играет роли (Канин, Кола). *Scheuchzeria, Rhynchospora* замещаются более или менее нацело упомянутыми выше арктическими *Cyperaceea.* В южной части зоны на болотах впервые появляется древесная растительность, иногда образующая ярус (таковы долинные приручьевые ельники и болота Колы с березовым криволесьем), иногда в виде отдельных деревьев, притом даже на мерзлых торфяных буграх. Так, Ц. Минкина наблюдала в подобных условиях сосну на бугристых болотах Припечорья под 66° с. ш. Относящиеся к категории заболоченных земель еловые леса с более или менее сплошным сфагновым покровом и ярусом *Betula nana,* осок и др. пользуются значительным распространением в разных условиях рельефа, в том числе и на водоразделах (Ф. Самбук, 1932).

Торф должен быть использован по линии топлива и в сельском хозяйстве. Наши исследования в области Нижней Печоры обнаружили большие запасы топливного, а также подстилочного сфагнового торфа. При торфодобыче придется считаться с наличием мерзлоты, а при сушке торфа — со специфическими метеорологическими условиями сезона.

При громадном меридиональном протяжении описываемая зона не однородна по характеру болот и может быть разбита на следующие торфяно-болотные области.

III—1. Большеземельская область крупнобугристых торфяников занимает к востоку от Печоры южную лесотундру и громадную часть лесной зоны. Повидимому, крупнобугристые болота здесь вкраплены среди олиготрофных грядово-мочежинных комплексов с хорошо развитым сфагновым покровом как в мочежинах, так и на кочках.

III—2. Тиманско-мезенская область крупнобугристых торфяников тянется от Нижней Печоры до Мезенского залива с перерывом в области Тиманского кряжа. Эта область изучена весьма слабо. Повидимому, крупнобугристые болота здесь широко распространены и перемежаются местами с мочежинными олиготрофными болотами, где можно предполагать значительное участие лишайникового покрова на грядах и на кочках. Границу этой области и следующей пока трудно провести.

III—3. Область крупнобугристых торфяников южного и среднего Канина занимает север Тиманско-Канинской лесотундры В. Андреева (1932) и его торфяно-бугристую подзону Канина. Можно думать, что комплексы с крупными буграми имеют здесь широкое, вероятно господствующее положение. *Cassandra* встречается лишь на юге области в южном Канине (Р. Поле, 1903).

III—4. Зимнебережская область крупнобугристых болот торфяников тянется на запад от устья Мезени в виде сравнительно узкой полосы по берегу Белого моря. Судя по краткому описанию А. Леонтьева (1933), крупные торфяные бугры разбросаны здесь по болоту среди невысоких сфагновых и лишайниковых кочек и гряд. Важно отметить присутствие вереска на повышениях микрорельефа. Зона крупнобугристых болот, кончаясь на Зимнем берегу, вновь появляется по другую сторону Беломорского горла на Коле. Здесь можно выделить две области.

III—5. Область крупнобугристых торфяников Кольской тундры занимает тундровую часть Кольского полуострова. Здесь широко распространены болота с крупными мерзлыми буграми и мочежинами. Встречаются и болота смешанного аапа-бугристого типа часто с характерными плоскими дикрановыми буграми, разбросанными среди крупных бугров и мочежин. На положительных элементах микрорельефа олиготрофных болот господствуют кустарничковые ценозы со слабо развитым сфагновым покровом (Sphagnofruticeta Ю. Цинзерлинга 1934). Для области характерно относительно слабое участие сфагнов в растительном покрове и слабое распространение сфагновых торфов. Здесь встречаются „тундровые" дикрановые торфа. В типичной тундре (Святоносский район Ю. Цинзерлинга 1934, и острова по западному берегу горла Белого моря) обычны особые болота арктического типа со сплошной мерзлотой, с ровной или волнистой поверхностью, с господством *Empetrum*, *Rubus chamaemorus* и корковых лишайников (*Ochrolechia*). Из других типов болот отметим мезо- и эвтрофные болота с ивами и эвтрофные болота с *Betula nana*. Болота области за очень редкими исключениями вовсе лишены древесной растительности.

III—6. Область крупнобугристых торфяников и лапландских аапа Кольской лесотундры. Область занимает лесотундру Колы. Наряду с чистыми типами крупнобугристых болот и лапландских аапа здесь широко распространены смешанные аапа-бугристые болота. Крупные мерзлые бугры разбросаны здесь поодиночке или группами среди элементов аапа. К последним принадлежат невысокие гряды с олиготрофными кустарничковыми ассоциациями со слабо развитыми сфагнами — Sphagnofruticeta Ю. Цинзерлинга (1934) и мезо- и эвтрофные мочежины, частью без сплошного покрова мхов (римпи), частью с развитым моховым ковром. Дикрановые бугры, характерные для Кольской тундры, менее развиты в болотных комплексах лесотундры и встречаются притом лишь на северной окраине последней. Эвтрофные и мезотрофные болота с *Betula nana* и ивами встречаются здесь так же, как и в предыдущей области. Здесь впервые появляются, хотя и очень редко, облесенные болота — своеобразный тип долинных болот с березовым криволесьем.

Область, там где позволяет рельеф, чрезвычайно заболочена. В равнинных местностях заболоченность достигает 80—90%. Для ландшафта области характерно слияние отдельных болотных массивов в громадные неправильно разветвленные болотные системы, конфигурации которых определяется беспорядочно расчлененным лапландским ландшафтом.

Сфагновые олиготрофные торфа в общем слабо распространены и здесь. Однако крупные мерзлые бугры сложены в своей главной массе слабо разложившимся торфом из *Sphagnum fuscum*. Отмечу, что в тундре и лесотундре Колы неизвестны ассоциации *Cassandra*.

IV зона. **Торфяники аапа северной тайги**

Эта зона не непрерывна, а представлена повидимому лишь в Северном Приуралье, с одной стороны, и на Коле и в северной Карелии, с другой. Она лежит целиком в области северной тайги. Указания, что болота аапа и переходные между ними и крупнобугристыми широко распространены на севере лесной зоны Северного края, вряд ли являются правильными.

Для этой зоны характерны устойчивые во времени комплексы типа аапа, где гряды или кочки с олиготрофной растительностью чередуются с мезо- или эвтрофными мочежинами, часто с обнаженной, неприкрытой сплошным моховым ковром поверхностью (так называемые римпи). Часты и озерки, нередко в большом количестве (комплексы озерков). Болотные массивы аапа носят часто характер комбинированных, так как аапа-комплексы сочетаются с олиготрофными сфагновыми, в том числе и мочежинными комплексами, а также с комплексами иных типов. Кроме массивов типа аапа в этой зоне распространены и олиготрофные болота разных типов, а также разнообразные мезо- и эвтрофные болота. Растительность болот этой зоны уже приближается к зоне олиготрофных мочежинных болот. Здесь широко распространены типичные для этой зоны болотные *Ericaceae* (на востоке в числе их *Cassandra*), далее *Scheuchzeria*, наконец, в Коле и Карелии *Scirpus caespitosus*. Массовые арктические и субарктические виды начинают отступать на задний план. Из них *Betula nana*, *Carex rotundata*, *Carex rariflora*, *Empetrum* имеют еще массовое распространение на лапландских аапа. Морошка остается всюду господствующим видом. Стратиграфия болот зоны почти не изучена. Преобладают эвтрофные торфа.

В виду резкого различия западной и восточной частей зоны мы ограничиваемся вышеприведенной характеристикой последней и приведем описание трех входящих сюда областей.

IV—1. Область припечорских аапа, по имеющимся пока данным, протянулась от 64° с. ш. (несколько южнее Усть-Щугора) до широты Усть-Усы. Западную и восточную границу области сейчас пока нельзя установить. Болотные массивы часто комбинированного характера (тип аапа и комплексы олиготрофных сфагновых гряд и мочежин) и придолинной полосе Печоры обычно обособлены друг от друга. Растительные ассоциации мочежин по сравнению с западной областью однообразны. В мочежинах, площадь которых в комплексах значительно превышает площадь кочек, господствуют *Carex limosa*, *Scheuchzeria*, *Menyanthes* на голом торфе или на деградированном ковре сфагнов и *Drepanocladus*, на кочках же имеется сплошной покров олиготрофных сфагнов и кустарничков (*Cassandra*, *Betula nana*). Вечная мерзлота как в мочежинах, так и на кочках, здесь отсутствует. Наряду с болотами указанного типа встречаются и олиготрофные сфагновые мочежинного и сосново-кустарничкового типа. Припечорские аапа описаны Н. Кац [1930(а) и 1928]. и Ю. Цинзерлингом (1929).

IV—2. Область Лапландских аапа лесной Колы. Лапландские аапа представляют разветвленные болотные системы неправильных очертаний, конфигурация которых зависит от неправильно расчлененного лапландского ландшафта. Эти лапландские аапа характернейший элемент ландшафта. На востоке и на западе области болота не одинаковы друг с другом, и уже по флористическому составу можно отличить в пределах области фенноскандийскую (западную) и восточно-лапландскую (восточную) провинции с границей к востоку от Имандры (Ю. Цинзерлинг, 1934). Западная провинция характеризуется вместе с тем сильно расчлененным, часто гористым рельефом, меньшей заболоченностью, сравнительно небольшими болотными массивами и своеобразием их типов. Лапландские аапа носят здесь несколько особый характер. Растительность мезо- и эвтрофных мочежин этих аапа-комплексов, где господствуют *Carex ampullacea*, *Scirpus caespitosus*, *Eriophorum angustifolium* и ряд других видов (напр.

район Пиренги и Нявки К. Маляревского, 1926), приближается к более южным карельским аапа.

В западной части области обычны мезотрофные сфагновые, облесенные сосной и безлесные болота с *Carex lasiocarpa* и *Molinia*. Болота с *Molinia* представляют западный тип, повидимому, исчезающий на востоке области. Наряду с лапландскими аапа и мезотрофными болотами весьма обычны и олиготрофные, сфагновые выпуклые болота. Подобные олиготрофные болота в довольно еще типичном виде доходят до самой лесотундры. Так, выпуклые кустарничковые сфагновые болота описаны близ Мурманска и Колы (М. Докукин, 1929). Обычны и олиготрофные болота с грядами и мочежинами. В последних нередко доминирует *Scirpus caespitosus*. К востоку от оз. Имандры рельеф приобретает равнинный характер, заболоченность сильно возрастает, и громадные лапландские аапа, представляющие системы слившихся вместе болотных массивов, становятся одним из главнейших элементов ландшафта и основным типом болот. Ассоциации мочежин аапа приобретают более арктический по сравнению с западной частью области характер. Здесь широко распространены такие виды, как *Carex rotundata*, а также *Eriophorum angustifolium*, *Carex rariflora* и ряд других *Cyperaceae*. Олиготрофные болота, повидимому, реже, чем на западе, а мезотрофные болота с *Molinia*, вероятно, не встречаются уже к востоку от Варзуги (Ю. Цинзерлинг).

IV—3. Область карельских аапа Северной Карелии расположена к югу от предыдущей области, от которой она отграничена лишь условно (устное сообщение Ю. Цинзерлинга) и тянется до параллели к югу несколько южнее Сумского Посада. Болотные массивы образуют здесь местами сплошную сеть с петлями, вытянутыми с северо-запада на юго-восток, и лежат в ложбинах между сельгами Карельского ландшафта[1]. Здесь пестро чередуются друг с другом карельские аапа, сфагновые олиготрофные болота мочежинные и сосново-кустарничковые и мезотрофные с *Carex filiformis* и *Molinia*. Мочежины и гряды в комплексах располагаются перпендикулярно уклону болота и местности. В растительном покрове мочежин выпадают арктические *Carex rotundata* и *Carex rariflora*, начинают играть роль *Cassandra*, очень редкая на Коле, затем *Scheuchzeria*, появляется *Rhynchospora*. Особенно характерно широкое развитие олиго- и мезотрофных ассоциаций *Scirpus caespitosus* с сфагнами или без них (римпи), а также и лишайниковых ценозов. Мочежины аапа отличаются от мочежин предыдущей области; здесь доминируют следующие растения: *Carex filiformis*, *C. limosa*, *Menyanthes*, *Equisetum limosum*, иногда *C. livida* и др. В этой подзоне появляются приручьевые болота с ярусом ели, а также пушицево-сфагновые олиготрофные болота, очень слабо представленные на Коле. Преобладают здесь, как и на Коле, эвтрофные торфа, сфагновые же, как и там, маломощны. Заболоченность в целом велика и определяется шириной ложбин между сельгами и вообще расчлененностью рельефа.

V зона. Олиготрофные торфяники таежной полосы с комплексами гряд и мочежин

Эта зона тянется непрерывно от западных границ Союза до Урала. Ее ширина слишком вдвое превышает ширину всех расположенных к северу от нее зон, вместе взятых. Эта болотная зона в общем у́же зоны хвойных лесов.

[1] Последний лучше выражен в восточной части области.

Северная граница этой болотной зоны может быть проведена лишь весьма приблизительно, а во многих местах лишь условно. Южная граница в Карелии проходит немного южнее параллели Сумского посада и в среднем километров на 100 севернее подзоны средней тайги.

Дальше на восток эта граница проходит по берегу Белого моря, а затем покидает восточный берег Беломорского горла и дальше до Урала северной границей зоны служит южная граница крупнобугристой зоны, если пренебречь, повидимому, узкой полосой Припечорских аапа. От Беломорского горла эта граница идет в общем по южной границе лесотундры, а с приближением к Печоре, подходя к 66-й параллели, глубоко вдается в зону северной тайги и идет к востоку от Печоры в общем вдоль той же параллели приблизительно на 100 км южнее северной границы леса.

Отвлекаясь несколько в сторону, мы не можем не остановиться здесь на крайне интересном факте смещения болотных зон относительно ботанико-географических зон. Проследим, например, распространение крупнобугристых болот по этим зонам. На Коле этот тип широко распространен в южной тундре (может быть соответствующей северной лесотундре) и лесотундре и почти не встречается в лесной зоне. К востоку от Печоры крупнобугристые болота в своем типичном виде в общем не выходят за пределы южной лесотундры, если не считать отдельных, вероятно островных, месторождений крупнобугристых болот, притом носящих особый характер реликтовых образований, регрессивных. Южная же граница крупнобугристых болот, как указано выше, смещается здесь в пределы лесной зоны. Дальше за Урал в Западносибирской низменности происходит дальнейшее смещение их на юг в пределы лесной зоны. Здесь бугристые болота (Б. Городков, 1928) распространены главным образом на севере лесной зоны. Севернее в лесотундре мы встречаем уже на водоразделах плоскобугристые болота со сплошной вечной мерзлотой, а крупнобугристые болота (реликтового характера) главным образом по краям водоразделов. На севере лесотундры они постепенно исчезают (Б. Городков, 1928). Таким образом к востоку происходит ясное смещение крупно-бугристых болот относительно северной границы лесов по направлению к югу. Одновременно смещается в том же направлении и северная граница зоны олиготрофных болот. Причина этого смещения заключается, повидимому, в постепенном понижении температуры с запада на восток и связанным с этим опусканием границы вечной мерзлоты. Однако болота и лес неодинаково реагируют на это понижение, а именно: болота более чувствительны к понижению температуры и смещаются дальше к югу. Объясняется это тем, что к востоку падает не только температура, но и количество осадков. Уменьшение последних при наличии низкой температуры благоприятно для леса и несколько уравновешивает неблагоприятное влияние низкой температуры.[1] Уменьшение осадков, наоборот, неблагоприятно для болотообразования вообще, а кроме того и для торфонакопления. Неблагоприятно оно в частности и для образования крупных бугров на границе мерзлоты, так как последнее требует образования талой воды, которая, замерзая, вызывает бугрообразование. Таким образом климатические границы существования лесов и упомянутых болотных образований

[1] В крайне суровой в отношении температуры, но вместе с тем весьма бедной осадками области между низовьями Лены и Енисея леса продвигаются к северу дальше, чем где бы то ни было в Евразии.

неодинаковы, и изменение комплекса основных климатических факторов неодинаково влияет на распространение тех и других. На смещении южной границы олиготрофных сфагновых болот в Западной Сибири сравнительно с прилегающей европейской частью Союза в более южные ботанико-географические зоны я здесь не буду останавливаться.

После этого отступления вернемся к границам зоны мочежинных олиготрофных болот. Южная ее граница от Урала до Унжи идет близко к северной границе южной тайги и частью с ней совпадает. На запад от Унжи эта граница глубоко спускается в хвойно-широколиственную тайгу, местами (в Мещерском крае) доходя до зоны широколиственных лесов. Эта южная граница имеет извилистые очертания и в значительной степени обусловлена условиями рельефа. Между Камой и Уралом она проведена условно от верхней Камы к устью Вишеры и оттуда к Сосьве к юго-востоку от Надеждинска.[1] От Камы до р. Вятки граница проходит по южной окраине ряда районов, выделенных на карте А. Фокина (1930), которые характеризуются большей заболоченностью. Обширные низменности этих болотистых районов заняты крупными по площади торфяниками, размеры которых позволяют развернуться здесь комплексам гряд и мочежин. Южнее местность становится более расчлененной, заболоченность меньше, торфяники встречаются реже, невелики по площади и относятся к сосново-сфагновому типу. Эти слабо заболоченные районы относятся уже к следующей зоне олиготрофных сосново-сфагновых и эвтрофных торфяников. Еще резче топографически подчеркнута граница между обеими зонами к западу от Вятки до верховьев Унжи. Здесь эта граница идет по северной окраине Волжско-Двинского водораздела, является вместе с тем северной границей южной таежной зоны (А. Шенников, 1933) и отчетливо обозначается на карте торфяных фондов Наркомзема крупными массивами торфяников. Эти последние располагаются среди сильно заболоченных низменных районов к северу от упомянутой границы и, несомненно, относятся к мочежинному типу. Южнее ее область Волжско-Двинского водораздела имеет расчлененный рельеф и в связи с этим мало заболочена, а торфяники здесь невелики по площади и принадлежат к сосново-сфагновому типу. Малая площадь их, зависящая в свою очередь от расчлененного рельефа, препятствует развитию на них мочежинных комплексов. Дальше к юго-западу обширные Мещерская и Волжско-Окская предледниковые низменности отодвигают далеко к югу северную границу зоны сосново-сфагновых болот и, повидимому, обусловливают перерыв в этой зоне на протяжении от Касимова почти до Коломны. Мочежинный тип продвигается по этим низменностям далеко на юг до Оки, хотя неблагоприятные климатические условия уже не дают ему развернуться достаточно типично и широко даже на крупных массивах, которыми богаты эти низменности. Мочежинные комплексы разбросаны на этих болотах обычно лишь островками среди сосново-сфагновых комплексов.

К северу от Оки граница идет по окраине Владимирско-Клинской возвышенности и, огибая ее, дает большой язык к востоку, Юрьеву Польскому. От Волги (у Калязина) до Смоленска эта граница опять резко выражена топографически и идет по северной окраине возвышенностей, хорошо заметных на гипсометрической карте Тилло. К северу от этих возвышенностей, более или менее параллельно и несколько к югу от границы Вюрмского оледенения, хорошо обозначена линия низменностей, может быть являющихся предледниковыми

[1] Может быть в дальнейшем ее придется опустить южнее к Нижнему Тагилу.

Вюрмскими. Эти низменности сразу выделяются крупными массивами болот, вероятно мочежинными (например Жарковский и Свитский мхи, торфяники в излучине Волги ниже Старицы) от расположениых южнее возвышенностей с пятнами небольших болот. В пределах Белоруссии южная граиица зоиы (линия Слуцк-Бобруйск-Рогачёв) по С. Тюремнову (1931) не обусловлена, видимо, топографически. К югу от рассмотренной границы среди небольших сосново-сфагновых торфяников разбросаны изредка более крупные олиготрофные торфяникв (или группы их), где нередко попадаются и мочежинные комплексы. Подобные торфяники связаны с равнинными районами, где рельеф допускает развитие больших по площади массивов болот. Эти районы, собственно, следовало бы выделить на карте в виде отдельных островов среди зоны сосново-сфагноных торфяников. Один такой остров имеется в районе Котельнича (Пищальское болото и может быть другие массивы этой группы). Имеются такие „острова" мочежинных торфяников и на южной окраине Полесья. Найдутся они и в других нуиктах.

Севернее рассмотренной границы районы с расчлененным рельефом также имеют преимущественно небольшие олиготрофные торфяники сосново-сфагнового типа. Это островки более южной зоны среди зоны мочежинных болот.

В общем расчлененный рельеф, ограничивающий рост торфяников в плоскостиом направлении, приводит к образованию небольших выпуклых олиготрофных болот, более менее сухих, где вследствие близостн окраин и самодренажа не создается благоприятных условий для обводнения центральной части массива. Подобные массивы поэтому имеют ярус сосны, лишеиы мочежин и относятся к сосново-сфагновому тнпу. Уменьшение испаряемости к югу от рассмотренной границы создает благоприятные климатические условия для существования этого типа. Влияние противоположного топографического фактора, благоприятствующего возиикновению мочежинных торфяников, именно равнинного рельефа с обширными котловинами, создающими возможность беспрепятственного плоскостного роста болот, может, в известной степени, уравновесить неблагоприятное влияние климата и приводит к возникновению в южной зоне торфяников более крупиого размера с участками комплексов кочек и мочежин среди сосново-сфагновых комплексов. Эти торфяиикн носят в общем переходный характер между северными торфяииками, у которых центральная часть занята мочежинными комплексами, и сосново-сфагновыми торфяниками.

Увеличение испаряемости к северу от рассмотренной границы (только до известной широты, особенно на востоке зоны) яеляется благоприятным фактором для возникновения мочежииных болот. В случае расчлененного рельефа с котловинами небольшого размера, в рассматриваемой зоне, образуются небольшие олиготрофные сосново-сфагновые болота и притом относительио сухие с обычными для этого типа условиями дреиажа. Достаточно же обширные котловины равнинных районов этой зоны заняты типичными мочежинными торфяниками крупного размера, с обводненными, плохо дренируемыми центральными частями. Чем дальше на север, тем более благоприятиы климатические условия для мочежинного типа и тем слабее влияние рельефа. Поэтому, например, под Ленинградом, мочежииный тип захватывает нередко даже сравнительно небольшие массивы порядка немногих сотен га, и лишь олиготрофные эмбрионы — порядка десятков га относятся к сосново-сфагновому типу. Указанная закоиомерность — лишь общего порядка. Имеются многочислен-

ные исключения, объясняемые местными условиями. Например обширные по площади болота Приуралья и средней Печоры, расположенные в древних долинах рек, нередко дренируются рекой, а поэтому сухи и покрыты сосново-сфагновым комплексами. Депрессии рельефа, небольшие по площади, но значительной глубины, с большим водосбором или близкой грунтовой водой, бывают заняты нередко весьма мокрыми, но обычно не олиготрофными, а мезо- и эвтрофными болотами.

Основной чертой этой зоны в целом является преобладание олиготрофных болот с выпуклым рельефом поверхности (Hochmoore) и с более или менее мощным слоем олиготрофного сфагнового торфа. Это не исключает возможности встречи в том или ином районе большого количества эвтрофных болот, как следствия сочетания особых местных условий.

Итак олиготрофные болота занимают здесь бóльшую площадь, чем мезо- и эвтрофные болота вместе. Там, где позволяет рельеф, эти олиготрофиые болота встречаются в виде крупных массивов порядка тысяч или даже десятков тысяч га, с характерным ландшафтом в своей центральной части, где более или менее правильно чередуются кочки или узкие гряды, обычно не выше 0,5 м, и мокрые мочежины, образуя грядово-мочежинный комплекс. Этому типу растительности соответствует, как явление общего порядка, смена двоякого рода торфов, отложенных растительностью кочек и мочежин в горизонтальном, а нередко и в вертикальном направлении.

Кроме мочежинных торфяников в пределах зоны встречаются и сосново-сфагновые олиготрофные болота. Этот тип растительности характеризует преимущественно небольшие массивы, хотя в восточной части зоны обычны и крупные массивы этого типа. Как указывалось, в районах с сильно расчлененным рельефом нередко встречается, по преимуществу, этот последний тип. Сосново-сфагновые болота относятся к двум типам: 1) сосново-кустарничковому сфагновому и 2) сосново-кустарничково-пушицево-сфагновому. Первый встречается главным образом в восточной части зоны, второй — в западной ее части.

Заболоченность зоны, как и всюду, в сильной степени зависит от условий рельефа. Однако в общем она значительно ниже, чем в рассмотренных выше северных зонах, что зависит, между прочим, от отсутствия вечной мерзлоты, этого важнейшего фактора, вызывающего заболачивание.

Заболоченность зоны в целом неизвестна. Данные о заболоченности отдельных административных единиц, часто входящих сюда не полностью, взяты у Д. Герасимова (1932). В Ленинградской области (с Карелией) заболоченность достигает до 42,5%, в северо-восточной части зоны она вероятно выше. В центральной части она сильно падает до 15—11,5% (Ивановская и Московская области). В Западной области намечается некоторое увеличение заболоченности, сильно нарастающее дальше на юго-запад в средней и северной части БССР до 20—30%. Замечательно, что отношение процента площади торфяников к общей площади болот достигает в этой зоне, повидимому, максимального значения. Это указывает на оптимальные климатические условия для торфонакопления. В настоящее время этот процесс берет верх над процессом заболачивания, и подобное отношение, повидимому, имело место и раньше в течение более или менее длительного времени, в результате чего и создалось указанное соотношение между площадью торфяников и заболоченных

земель. Благоприятные климатические условия для торфонакопления привели к образованию мощных торфяников, глубина которых больше, чем в других болотных зонах.

Приведем цифры, характеризующие среднюю глубину торфяников по некоторым административным областям (данные Наркомзема):

Западная область	2,81	2,53
Московская область	2,71	2,24
Леиинградская область	2,74	2,67
Ивановская область	2,68	2,52

Первые цифры — исследованные, вторые — обследованные болота. Для Западной области, за исключением районов, входящих в VI зону, цифру надо повысить.

Уже внешний вид торфяников этой зоны подтверждает приведенное выше мнение об интенсивности торфообразования. Как правило, олиготрофные торфяники зоны покрыты мощным сплошным сфагновым ковром, тянущимся иногда без иерерыва на десятки квадратных километров и имеющим максимальную жизненность.' Таким образом торфогенный растительный покров достигает здесь максимального развития. Торфяники этой зоны, именно сфагновые, есть интенсивно растущие торфяники в иастоящем смысле слова, представляющие более или менее резкий контраст с северными торфяиикамн, с ограниченным или остановившимся торфообразованием и слабо развитым торфогенным растительным покровом. Именно, в этой зоне сфагновые олиготрофные торфа максимально развиты и являются едва ли не главным типом торфа. Не только к северу, но и к югу от рассматриваемой зоны уменьшается и роль сфагновых торфов и роль сфагнов в растительном покрове болот, а вместе с тем ухудшаются и условия торфонакопления и иадает отношение площади торфяников к общей заболоченной площади.

Hochmoore именно этой зоны в высокой степени образования sui generis, не только чрезвычайно резко отличающиеся от окружающих мест но характеру растительности, ее флористическому составу, экологическим условиям, далее по характеру субстрата, его физическим, химическим и гидрологическим свойствам, но и в высокой степени способные создавать свой собственный субстрат, характерный выпуклый рельеф поверхности, свой собственный водный режим и своеобразный растительный покров, отчетливо расчлененный на пояса, зависящие от своеобразного водного режима и собственного рельефа болота. И мало того, эти торфяники проявляют повышенную активность в отношении окружающей среды, вызывая заболачивание окружающих мест, изменение их водного режима, создавая явления трансгрессии. Для олиготрофных торфяников этой зоны в наибольшей степени приложимо представление о болоте как о сложном комплексе разнообразных взаимно связанных явлений, о едином теле со сложными непрерывно изменяющимися соотношениями отдельных частей. Взять хотя бы в качестве примера сложную систему гидрологических связей торфяника.

Олиготрофные болота зоны обычно более или менее резко выделяются среди окружающей местности, чего часто нельзя сказать про болота более северных широт. Интересно также, что олиготрофные болота здесь обособлены не только от минеральных почв с их растительностью, но часто и от эвтрофных болот. Я имею здесь в виду двоякого рода обособленность. С одной стороны, она топографическая, т. е. мы имеем по преимуществу либо чисто эвтрофные тор-

фяники по своей растительности, либо олиготрофные, часто с характерным и притом лишь узким периферическим поясом мезо- и эвтрофных ассоциаций, в некоторых же случаях вовсе без того пояса. В северных же зонах широко распространены болотные массивы комбинированного типа, с более или менее беспорядочным чередонанием олиго-мезо- и эвтрофных участков или даже комбинированные комплексы олиго- и эвтрофных ассоциаций — например типа аапа.

С другой стороны, олиго- и эвтрофные массивы рассматриваемой зоны резко отличаются друг от друга но своему флористическому составу. Севериее эта разница не так велика и чем далее на север, тем более она стирается, так что подразделение болотных ассоциаций, а тем более комплексов и в еще большей степени болотных массивов, на привычные для средней полосы рубрики: олиго- мезо- и эвтрофный—делаются затруднительным и подчас невозможным.

Мезо- и эвтрофные болота зоны изучены пока недостаточно. Среди первых болот, повидимому, по всей зоне характерным, естественным и обычным типом являются сфагновые болота (*Sphagnum recurvum* s. l.) и другие виды (с господством в Feldschicht *Carex filiformis*) обычно с ярусом сосны или березы. К типу промежуточному между мезо- и олиготрофными болотами относятся болота с ярусом ели и сосны с кустарничковым ярусом, с сильным развитием болотных *Ericaceae* и моховым покровом, где наряду со сфагновыми мхами важную роль играют лесные *Hylocomia*. Эти лесные болота с мощной залежью широко распространены, например, в районе Архангельска и, вероятно, обычиы вообнце на севере зоны. Из эвтрофных типов заслуживают упоминания лесные болота, представляющие в значительной части заболоченные земли с мелкой залежью, с ярусом *Betula pubescens*, часто с примесью, а иногда и преобладанием ели. Травянистый ярус или с преобладанием осок (*Carex caespitosa* и другие виды) или из широкотравных видов (*Filipendula* и др.). Наиболее интересны в флористическом отношении обычно слабо облесенные гипновые болота, среди которых выделяются болота с центральными, большей частью, безлесными комплексами гряд и мочежин, весьма напоминающими по характеру микрорельефа олиготрофные комплексы гряд и мочежин. Гипновые торфяники этого типа широко распространены в притеррасных частях долин (а иногда и на водоразделах), по крайней мере в восточной части зоны.

Заслуживают еще упоминания заливаемые долинные большею частью крупноосоковые болота, относящиеся, вероятно, главным образом к заболоченным землям. В южной части зоны появляются совершенно несвойственные более северным зонам типы, а именно черноольшанники и болота с *Betula humilis*, из которых первые достигают максимального распространения лишь южнее, в двух следующих зонах.

В флористическом составе болот зоны теряют всякое значение арктические виды, как *Carex rotundata*, *C. rariflora*. *Eriophorum russeolum* образует ассоциации лишь спорадически и довольно обычна на средней Печоре [N. Katz, 1930 (a)]. Северный *Sphagnum Lindbergii* широко распространен лишь по Беломорскому побережью и частью в Карелии. *Empetrum*, хотя и встречается еще чаето, но уже не играет роли фонового растения в растительности болот кроме последней области. *Betula nana* еще довольно широко распространена на севере зоны. Из арктических видов лишь морошка своим массовым распространением придает болотам северной части зоны особую физиономию. Резкое преобладание на олиготрофных болотах получают растения лесной зоны, например шеихцерия, пушица одноголовая, подбел,

кассандра, последняя везде кроме крайнего юго-запада. Из массовых растений более северных зон *Sphagnum fuscum*, *S. balticum* и *Ledum* столь же широко распространены и здесь. Всюду в общем обычны *Sphagnum Dusenii*, *S. medium*, в западной же части зоны также *Sphagnum cuspidatum* и *Rhynchospora alba*.

Как указывалось выше, олиготрофные сфагновые торфа широко распространены в рассматриваемой зоне. Однако реже эти торфа идут до самого дна. Чаще же мы имеем комбинированную залежь, составленную сверху олиготрофными, снизу эвтрофными торфами. Олиготрофный верхний слой торфа составлен главным образом (нередко почти нацело) из остатков сфагна, часто лишь с незначительным количеством сосновых пней, и слабо разложившийся. (Два последних признака особенно свойственны торфяникам западной части зоны.) Эти особенности верхнего слоя отличают эти торфяники от олиготрофных торфяников следующей к югу зоны. Более сухой климат увеличивает здесь степень разложения, количество пней в залежи и примесь к сфагну других компонентов (пушица) в верхнем слое сфагнового торфа.

Торфяники рассматриваемой зоны представляют главный резерв топливного торфа европейской части Союза по запасу условного топлива, который оии содержат. Кроме того, климатические услония зоны не ставят каких-либо специфических препятствий в отношении осушки болот, торфодобычи и сушки торфа, как это имеет место в более северных зонах. Кроме топливного интереса, торфяники зоны могут быть использованы и для нужд сельского хозяйства, а громадные запасы подстилочного торфа кроме того и для нужд строительства.

При громадной своей протяженности зона может быть подразделена на ряд областей, главным образом на основании типов олиготрофных болот и в меньшей степени на основании характера эвтрофных торфяников. Описание этих областей приводится ниже.

V-1. Печорско-Онежская область олиготрофных сфагновых мочежинных торфяников.

От верхней Унжи до Урала область граничит с зоной сосново-сфагновых и эвтрофных торфяников, причем эта граница в значительной степени обусловлена топографически. На протяжении от Унжи до Вологды область эта граничит со Среднерусской областью мочежинных болот. Граица условно ироведена по северной окраине Волжско-Двинского водораздела.

От Вологды до Онежского озера граница области идет условно по Шексне, Белоозеру и р. Ковже. Здесь область граничит с Ладожско-Ильменско-Западно-Двинской областью олиготрофных мочежинных болот. От Онежского озера к Онежской губе граница проведена также условно по предполагаемой границе Карельского ландшафта. Здесь наша область граничит с областью карельских массивов смешанного тина.

Широкое распространение *Rubus chamaemorus* на болотах области придает им северный характер. К числу северных и вместе с тем континентальных признаков относится и уменьшение роли *Eriophorum vaginatum*. Оно сказывается: 1) в незначительной роли сосново-кустарничково-пушицевых сфагновых болот и 2) в замене пушицевых ассоциаций кустарничковыми на грядах и на кочках центральных мочежинных комплексов. Эта замена пушицы *Ericaceae* не есть, думается, явление, связанное с историей расселения вида или указывающее на близость северной границы его ареала. Она есть следствие конкуренции с кустарничками сфагновых болот, которая в условиях

сурового климата складывается не в пользу пушицы. То обстоятельство, что *Eriophorum vaginatum* повсеместно распространена и нормально вегетирует на кочках мочежинных комплексов, указывает, что климатические условия сами по себе дают ей возможность нормально здесь произрастать единичными экземплярами. Однако кониуренция с *Ericaceae* не дает ей возможности достигнуть большого обилия. Замечательно, что в мочежинах она является часто господствующим видом, и на некоторых крупных болотах средней Печоры она даже преобладает. Условия избыточного увлажнения в мочежинах неблагоприятны для *Ericaceae*, и пушица при отсутствии конкуренции с их стороны достигает здесь господства.

В этой громадной области преобладают в общем олиготрофные болота с более или менее непрерывным и мощным сфагновым конром — сфагновые болота в настоящем смысле слова. В центре крупных олиготрофных массивов обычно преобладают комплексы гряд и мочежин. На сфагновых грядах (в моховом покрове их обычно преобладает *Sphagnum fuscum*) имеется кустарничковый ярус из *Cassandra* и *Andromeda*, а под *Ericaceae* ярус морошки. В мочежинах — редкий ярус *Scheuchzeria*, а иногда и *Eriophorum vaginatum* по ковру *Sphagnum balticum*, отчасти *S. Dusenii* и иногда *S. Jensenii* (последний широко распространен в среднем При963ечорье). Эти комплексы мы называем комплексами кустарничково-сфагновых гряд и шейхцериево-сфагновых мочежин. Сосны на грядах или отсутствуют или встречаются единично, реже образуют ярус. По периферии этих комплексов обычно имеется широкое кольцо кустарничково-сфагновых, а иногда и пушицево-кустарничково-сфагновых комплексов, часто с ярусом сосны. Выпуклость этих Hochmoor'ов, повидимому меньше, чем на западе Союза. По профилю Синдорского Hochmoor, площадью в 12 тыс. га, между Вымью и Ухтой (на водоразделе Вычегды и Печоры) максимальное превышение середины над краями составляет всего около 2 м.

Отступание ассоциаций *Eriophorum vaginatum* перед кассандрой и андромедой на грядах комплексов и редкость ассоциаций *Rhynchospora alba* и *Sphagnum cuspidatum*, по крайней мере в центральной и восточных частях области отличают эти болота от расположенных далее на запад Hochmoor'ов. Небольшие, а иногда и крупные олиготрофные массивы области принадлежат к сосново-кустарничковому сфагновому типу, также с ярусом морошки под кустарничками. Болота этого типа или занимают небольшие по площади котловины водоразделов или, как кажется, являются обычным типом нередко крупных массивов древних долин. Сосново-кустарничково-пушицевые сфагновые болота в общем сравнительно редки. Постепенно редея к северо-востоку, они доходят еще до среднего течения Печоры.

Из мезотрофных болот обычны сфагновые с *Carex filiformis*, из эвтрофных особенно интересны гипновые болота с комплексами гряд и мочежин в центре. Крупные массивы этого типа, нередко порядка тысяч га, обычны, по моим наблюдениям, по древним террасам Ижмы и ее притоков и встречаются и на нижней Печоре, а в районе Плесецкой, в местах выхода известняков, часты и громадные водораздельные болота этого типа (Т. Работнов, 1930).

Из других типов широко распространены эвтрофные лесные (ель, береза) болота и заболоченные земли, с теми же породами, с осоками и широкотравьем (см. выше), а также сфагновые ельники. Заболоченность области велика и падает с севера на юг, что связано с увеличением испаряющей силы климата и с повышением рельефа в области Волжско-Двинского водораздела к востоку от Вологды. Примерно

с 63° с. ш. (по Прасолову, начиная с 64-й параллели) на юг заболоченность падает, и минеральные почвы начинают преобладать над заболоченными и болотными (А. Красюк, 1933). В северной половине зоны заболоченные пространства зачастую преобладают над незаболоченными. Обширные районы юго-западных низменностей Северного края, как Моше-Онежская, Лаче-Кубинская, Средне- и отчасти Верхне-Сухонская (А. Шенников, 1933), и ряд расположенных далее на север низменных районов, как Кулойский долинный район, водораздел Пезы и Мезени и др. (эксп. Акад. Наук, 1932), заболочены чрезвычайно сильно. Болота здесь могут занимать до 50% и более всей площади. Здесь обычно преобладают широко распространившиеся в условиях равнинного рельефа олиготрофные болота с мочежинами. В районах с сильно расчлененным рельефом заболоченность резко падает. Болота здесь обычно невелики и принадлежат к сосново-кустарничковому сфагновому типу.

V—2. Прибеломорская область олиготрофных торфяников, с комплексами сфагново-лишайниковых гряд, мочежин (и озерков)

Область изучена в Шуерецко-Сорокинском районе Поморского берега и в Приархангельской полосе дельты. Она начинается по южному берегу Белого моря севернее Кеми до Онеги, и дальше до Архангельска, занимая Онежский полуостров, и далее на север. Область сильно заболочена, особенно в районах Беломорской трансгрессии со сглаженным рельефом. Здесь болота сливаются в сплошные массивы, лишь с узкими полосками сухой почвы и тянутся на десятки километров. Таков Шуерецко-Сорокинский район, где болота занимают 70% площади (К. Маляревский). Сильно заболочен также и Онежский полуостров, где болот и заболоченных лесов не менее, чем сухих площадей (Л. Соколова, 1933). Для преобладающих в области олиготрофных болот характерно сильное развитие грядово-мочежинных комплексов, в центре лишенных древесной растительности. Нередко на долю олиготрофных комплексов без мочежин остается лишь узкая периферическая полоса, периферическое же кольцо мезо- и эвтрофных ценозов часто развито слабо или отсутствует. На грядах лишайники господствуют или согосподствуют со сфагновыми мхами (*Sph. fuscum*), и обычно имеется ярус вереска (Поморский берег, Архангельский район дельты). Характерны мочежины со *Scirpus caespitosus*, который нередко является главным доминирующим видом мочежин, заменяя здесь шейхцерию и пушицу. Нередки римпи и озерки, иногда собранные в целые комплексы. Интересно присутствие здесь *Sphagnum Lindbergii*, который в Приархангельском и, вероятно, и в других районах является одним из главных видов мочежин. Обилие озерков, замена сфагнов лишайниками, массовое развитие *Calluna* и *Scirpus caespitosus*, нередко обилие мочежин без Bodenschicht'a (rimpi)—все это черты влажного морского климата с довольно низкой температурой лета. Деградация сфагнов, развитие лишайников и сильное обводнение поверхности указывают на ухудшение условий торфообразования в современный период, связанное, вероятно, с субатлантическим ухудшением климата. Мощный, слабо разложившийся, с малым содержанием пней, верхний слой подстилочного сфагнового торфа, залегающий под современной растительностью, характерная особенность здешних торфяников. Она указывает, вероятно, на то, что в эпоху перед субатлантическим ухудшением климата торфообразование шло более энергично, и сфагны вероятно играли большую роль, что может указывать на более высокую, по сравнению с современной,

температуру вегетационного периода. Интересно отметить, что южный берег Белого моря входит в островной ареал черной ольхи, а в Приархангельском районе она растет уже в большом количестве (Ю. Цинзерлинг, 1934). Далее на восток северная граница черноольшанников, этого южного типа, с удалением от смягчающего влияния Белого моря спускается далее на юг. Это влияние сказывается и на распространении тростниковых торфов в дельте Северной Двины и может быть также тростниково-осоковых болот на Беломорском побережьи (Приморские районы Онежской и Северо-Двинской губы, Л. Соколова, 1933).

V—3. Область карельских массивов смешанного типа

Эта область граничит с севера с подзоной Карельских аапа, с востока с Прибеломорской областью, с запада с Финляндией. Карельский ландшафт там, где он выражен, обусловливает расположение болотных систем в ложбинах рельефа в виде сети с петлями, вытянутыми с северо-запада на юго-восток. Здесь пестро чередуются друг с другом олиготрофные болота с комплексами гряд и мочежин, сосново-кустарничковые сфагновые, мезотрофные и иногда эвтрофные болота и, наконец, заболоченные леса. Общая конфигурация болотных систем и ориентировка гряд и мочежин иерпендикулярно к общему уклону местности напоминает расположенную севернее подзону Карельских аапа. В северной части области, так же, как и в последней области, в мочежинах встречается много *Scirpus caespitosus* наряду с шейхцерией. Довольно частые здесь аапа к югу области исчезают, редеет здесь и *Scirpus*, и господствующее значение получают шейхцериево-сфагновые мочежины. Обилие *Empetrum* и *Rubus chamaemorus* сближает область с подзоной Карельских аапа. Большая же роль пушицево-сфагновых ассоциаций, часто с сосной, *Sphagnum medium* и *Sph. angustifolium*, а также ассоциаций кассандры по сравнению с областью Карельских аапа—это южные и восточные черты. Усиление роли шейхцерии (за счет *Scirpus caespitosus*), *Cassandra*, *Ledum*, *Empetrum* и ослабление роли *Calluna* и лишайников по сравнению с Прибеломорской областью указывает на усиление в рассматриваемой области континентального влияния за счет приморского. На юге области впервые появляются черноольшанники, однако характерный тип приречных лесных болот—ельники на торфе. Из мезотрофных болот наиболее часты безлесные или облесенные болота с *Carex filiformis*. Особенно интересны здесь мезотрофные болота западного типа с *Molinia coerulea*. В области преобладают эвтрофные торфа, олиготрофные же имеют обычно незначительную мощность.

V—4. Прибалтийская область олиготрофных торфяников с лишайниково-сфагновыми грядами, мочежинами и озерками

Область занимает советское побережье Финского залива в виде узкой полосы (район VI. Ю. Цинзерлинга, 1934). Олиготрофные болота прибалтийского типа подробно описаны И. Богдановской-Гиенэф (1928). Они во многом сходны с прибеломорскими, в частности с приархангельскими и носят черты морского климата: отсутствие древесной растительности в центральной части болот, частичная или полная замена сфагна в мочежинах юнгерманниями, а на грядах лишайниками, господство здесь вереска и, наконец, обилие озерков. Подобно прибеломорским болотам и здесь центральный комплекс гряд и мочежин часто широко развит за счет периферических немочежинных комплексов, и верхнюю толщу торфяников образует обычно

почти безпнистый мало разложившийся сфагновый торф. Болота эти— типичные Hochmoor'ы, в виде обособленных друг от друга массивов. Превышение средины над краем достигает 1,94 и даже 7 м. (И. Богдановская-Гиенэф, 1928).

Редкость *Scirpus caespitosus*, который заменяется здесь шейхцерией и пушицей, и *Sphagnum Lindbergii* придает этим болотам южный характер по сравнению с Прибеломорскими. За то же говорит и широкое распространение ассоциаций пушицы в мочежинах (на повышениях микрорельефа ее роль также усиливается), а также *Sphagnum cuspidatum* и значительная роль *Sphagnum medium*. На южный характер области указывает и широкое распространение черноольшанников. Торф может быть использован как подстилочный строительный и топливный материал.

V—5. Ладожско-Ильменско-Западно-Двинская область олиготрофных сфагновых грядово-мочежинных торфяников

Эта область занимает бассейны озер Ладожского, Ильмень и Чудского, бассейн верхней и отчасти средней Западной Двины и частью верхнее правобережье Днепра с притоками. Здесь преобладают олиготрофные сфагновые болота, мезо- и эвтрофные занимают в общем меньшую площадь. На крупных и среднего размера, т. е. порядка сотен и тысяч га, олиготрофных болотах господствуют в центре комплексы гряд и мочежин. На исследованных мною болотах в стокилометровом радиусе вокруг Ленинграда (Дубовицко-Гладышевском, Отхожем лесе и Греко-Ушаковском) длина, приходившаяся на эти комплексы, по ряду профилей составляла 35,6—72,3% всей длины этих профилей, или в среднем 50%; остальное приходится на эвтрофные и окраинные олиготрофные комплексы со слабо диференцированным микрорельефом. Среди последних особенно характерны мокрые, безлесные комплексы пушицевых ассоциаций с более или менее ровным или слабо волнистым сфагновым ковром. Обычны также и окраиные кустарничково-пушицевые, а иногда и кустарничковые ценозы с ярусом сосны или без него. Болота эти типичные выпуклые: максимальное превышение средины над краем по профилям по ряду болот от 2 до 6 м.; максимальное же превышение для всего болота по плану нивелировки для Греко-Ушаковского массива доходит до 8,5 м (данные Сельхозторфа, 1930), по Шуваловскому до 7,65 м. (G. Anufriew, 1930). Выпуклость этих болот, повидимому, превышает выпуклость болот Печорско-Онежской области и близка к зарубежным западным болотам морского климата. С выпуклым рельефом болота связано застаивание стекающей из центра воды—явление краевого подтопа. Переполняющая крупные торфяники вода стекает иногда по особого рода естественным водотокам, близким, повидимому, Drogg шведских болот с резким влиянием морского климата. Эти Drogg были мною обнаружены на Полистовском и Греко-Ушаковском болотах (1928 и 1931) и до сих пор никем не указаны для болот европейской части Союза. Указанные черты морфологии и гидрологии торфяников области сближают их с более западными зарубежными болотами морского климата так же, как и слабая облесенность, а иногда почти полное отсутствие в центре деревьев. Для растительности комплексов гряд и мочежин характерны следующие черты: на крупных девственных массивах верхний ярус гряд образует *Eriophorum vaginatum* (часто ее ассоциации здесь преобладают по площади над ассоциациями *Ericaceae*). Этот фон пушицы сообщает болотам области особую физиономию—в Печорско-Онежской области на грядах доминируют обычно *Ericaceae*, на побережьях

Белого и Балтийского морей — *Calluna*. В мочежинах наряду со *Sphagnum Dusenii, Sph. balticum* и обычными шейхцерией и пушицей широко распространены и ассоциации *Sph. cuspidatum* и *Rhynchospora alba*, отсутствующие или крайне редкие в Печорско-Онежской области, кроме, вероятно, ее западной части. Эти ассоциации являются западными и вместе южными чертами здешних Hochmoor'ов так же, как и преобладание пушицы на грядах. Из других особенностей их отметим, что верхняя толща сфагнового торфа часто мало пнистая и слабо разложившаяся (подстилка). Озерные комплексы в общем не характерны для области, вторичные же озерки довольно обычны здесь, и на крупных массивах могут достигать значительных размеров. Они доходят до юго-восточных границ области (Оршинский мох). Болота описанного типа с грядово-мочежинными комплексами представляют торфяники порядка тысяч и сотен га. Небольшие олиготрофные торфяники области другого типа — сосново-пушицево-сфагновые, сосново-кустарничково-пушицево-сфагновые, а наиболее маленькие по площади нередко сосново-кустарничково-сфагновые. В Печорско-Онежской области небольшие, а нередко и крупные торфяники относятся к последнему типу. В переходе господства от *Ericaceae* к *Eriophorum vaginatum* на грядах комплексов и замещении сосново-кустарничковых болот торфяниками с ярусом сосны и господством пушицы вместе с кустарничками проявляется большая роль пушицы в Ладожско-Ильменско-Западно-Двинской области с ее более умеренным климатом по сравнению с Печорско-Онежской, которая имеет более суровый и континентальный климат.

Для олиготрофных болот всех типов Ладожско-Ильменско-Западно-Двинской области кроме ее крайнего северо-востока отмечается слабое распространение ассоциаций *Empetrum* и *Rubus chamaemorus*. Лежащая на северо-восток от рассматриваемой области Печорско-Онежская область отличается от нее, наряду с другими северными чертами, еще массовым распространением *Rubus chamaemorus* на олиготрофных болотах (морошковый вариант Н. Кац, 1928); *Empetrum* же и здесь распространен сравнительно слабо. Наконец, южным признаком данной области является и массовое распространение черноольшанников. Последние в Карельскую область заходят лишь островками, а в Печорско-Онежской области черная ольха встречается лишь на западе и вероятно по южной ее окраине.

Из мезотрофных болотных типов в рассматриваемой области широко распространены и характерны болота с ярусом сосны и березы, *Carex filiformis* и сфагновым ковром из *Sphagnum recurvum, Sph. subbicolor*.

Из эвтрофных болот мы уже упоминали о черноольшанниках, которые подробно описаны и подразделены на несколько типов З. Смирновой (1928). Далее отметим лесные торфяники (вероятно сюда входят и заболоченные земли) с ярусом *Alnus glutinosa, Betula, Pinus* и *Carex caespitosa* чаще без сплошного мохового покрова, описанные для поймы р. Волхова А. Алабышевым (1926) и П. Овчинниковым (1926). Далее довольно обычны гипновые болота, описанные Р. Аболиным (1928) и другими. Эти болота нередко жестководного питания и могут быть подразделены на ряд типов. Малое количество литературных данных по гипновым болотам Ленинградской области, болота которой вообще хорошо изучены, позволяет предположить, что они распространены здесь слабее, чем далее на северо-восток. Особенно это относится к гипновым болотам с грядами и мочежинами, для которых, насколько мне известно, почти

нет в литературе сколько-нибудь отчетливых указаний. Из эвтрофных типов заслуживают еще упоминания приручьевые ельники разных типов (Ю. Цинзерлинг, 1934) и заливаемые открытые, осоковые, хвощевые и другие болота, которые большей частью если не нацело являются искусственными дериватами лесных болот.

Заболоченность области сильно варьирует в зависимости от рельефа. Особенно выделяются громадной заболоченностью следующие низменные районы Ю. Цинзерлинга: 1) Ильменско-Волховская впадина с громадными олиготрофными, а также и долинными эвтрофными болотами; 2) Молого-Судский песчаный равнинный район по Мологе, Суде, Чагодоще. Олиготрофные болота здесь во многих случаях почти сплошь занимают водоразделы; 3) Полистовский район равнинных водоразделов Ловати, Полисти, Шелони, Великой, где расположен громадный, площадью до 90 тысяч га, Полистовский олиго- частью мезотрофный массив. Кроме упомянутых имеются еще и другие менее крупные болотные районы. Ряд районов, наоборот, беден болотами вследствие особенностей геологического строения (Силурийское известковое плато) или вследствие расчлененного рельефа, как Валдайская возвышенность или Опочецко-Невельский район конечных морен.

V—6. Среднерусская область олиготрофных сфагновых болот

Эта область имеет сложные очертания. Границы ее, проведенные на карте лишь весьма схематично, обусловливаются в значительной степени рельефом. Западная граница области идет сначала по Шексне до Рыбинска, огибая с востока сильно заболоченную Молого-Шекснинскую равнину и далее по Волге до Калязина. Отсюда граница поворачивает на юго-восток, проходя западнее Переяславля Залесского и огибая с юго-запада Переяславскую богатую болотами низменность. Далее граница идет почти прямо на восток, затем на юг, выходя на Клязьму восточнее Владимира и далее на запад по Клязьме, обходя возвышенный бедный болотами район Ополья, относящийся к следующей зоне. По Клязьме граница доходит до Дубны, затем идет по Дубне на северо-запад и далее, делая крутую петлю между Орехово-Зуевым и Ногинском и захватывая крупные болотные массивы к северу-востоку от Ногинска, идет на юго-восток через Егорьевск к Оке. Южная и восточная граница области идет по Оке, затем по Волге до впадения Унжи, затем по Унже. Несколько севернее линии Буй-Котельнич граница, оставляя Унжу, идет сначала на северо-восток, далее на север по границе Верхнеунженского и Никольско-Вохомского районов А. Шенникова (1933). Северной границей области служит извилистая линия, составленная северными границами 3, 2 и 1 районов А. Шенникова. Эта граница является важной геоморфологической и ботанико-географической границей (по А. Шенникову). Севернее указанной границы протянулись обширные сильно заболоченные низменности, а хвойные леса лишены на водоразделах примеси широколиственных пород и относятся к среднетаежной подзоне. Мы считаем целесообразным пока принять эту границу болотных областей. К северу от нее лежит Печорско-Онежская область с обширными олиготрофными массивами северного характера с сильным развитием грядово-мочежинных комплексов, с господством на грядах кустарничковых ассоциаций со *Sphagnum fuscum*. Южнее этой границы олиготрофные массивы среднерусского типа со слабым развитием комплексов гряд и мочежин и с обильной пушицей и *Sphagnum medium* на грядах.

В указанных контурах эта область глубоко врезается к югу, разделяя на двое следующую болотную зону и вызывая этим глубокое смещение болотной зональности. Аналогичное смещение почвенных зон заметно и на почвенной карте Л. Прасолова в области Нижней Оки.[1]

Для области в целом характерно преобладание олиготрофных сфагновых болот. Крупные болотные массивы этого типа, в центре с участками комплексов кочек (реже гряд) и мочежин, которые чередуются с сосноио-кустарничково-пушицевыми и сосново-пушицевыми сфагновыми комплексами. Последние, вместе с сосново-кустарничковыми сфагновыми комплексами, образуют также широкое кольцо по периферии массивов. Таким образом чаще мочежинные комплексы бывают вкраплены и комплексы с мелкокочковатым рельефом, что отличает эти болота от мочежинных болот других, расположенных севернее и западнее областей зоны, где комплексы гряд и мочежин обычно занимают господствующее положение в центре болот. Олиготрофные болота области образуют таким образом переход к южнее расположенной зоне с ее более сухим и теплым климатом (см. ниже), где олиготрофные болота сплошь облесены сосной и характеризуются господством пушицы и кустарничковых ассоциаций. Мочежинные болота среднерусской области сравнительно слабо обводнены, бедны вторичными озерками и сравнительно слабо выпуклы. Верхний слой сфагнового торфа значительно разложившийся и более или менее богат пнями. Для растительного покрова кочек (гряд) мочежинных комплексов характерна их облесенность (сосна образует здесь ярус), сильное развитие *Eriophorum vaginatum*, нередко преобладающей над *Ericaceae*, и преобладание в моховом покрове обычно *Sphagnum medium*. Последний признак отличает эти болота от Печорско-Онежских и Приленинградских, где на гридах господствует обычно *Sphagnum fuscum*. В мочежинах кроме обычных массовых видов — шейхцерии, пушицы, *Sph. Dusenii* и *Sph. balticum* значительно распространены ассоциации *Rhynchospora* и *Sph. cuspidatum*, что сближает эти Hochmoor'ы с Ильменско-Западнодвинскими.

Олиготрофные болота среднего размера (порядка сотен га) нередко и крупные относятся к сплошь облесенному сосново-кустарничково-пушицевому сфагновому типу. Сфагновая толща сверху здесь обычно довольно сильно разложившаяся и часто с несколькими сильно гумифицированными прослойками (Галицкий мох б. Тверской губ., расположенный на границе с Ладожско-Ильменско-Западнодвинской областью).

Маленькие болота чаще сосново-кустарничкового сфагнового типа.

Во всей области в целом ассоциации северных видов морошки и водяники играют незначительную роль, хотя отдельные морошковые болота все же встречаются (Н. Кац, 1927).

Мезотрофные болота, в случае если они сохранили ненарушенный характер, покрыты ярусом сосны и березы, *Carex filiformis* и сплошным сфагновым ковром (*Sph. recurvum* s. l.). Из эвтрофных болот отметим следующие типы (N. Katz, 1929 a):

1) Настоящие черноольшанники.

2) Кочкарники с *Carex caespitosa* (отчасти с *Carex paradoxa*) с ярусом березы, сосны, а иногда черной ольхи.

3) Гипновые болота со сплошным моховым покровом из *Aulacomnium*, *Camptothecium nitens*, *Drepanocladus vernicosus*, *Sphagnum Warn-*

[1] Восточная граница нерезкая и пока проведена условно.

storfii, то с древесным ярусом, то без него, с ярусом осок или двудольных, а нередко и с зарослями *Betula humilis*. На этих гипновых болотах встречаются иногда участки своеобразных комплексов гряд и мочежин (N. Katz, 1928), которые севернее в Печорско-Онежской области получают широкое развитие.

4) Аллювиальные болота с *Carex gracilis* и другими видами являются полукультурными дериватами лесных болот.

Заболоченность области в общем значительно меньше, чем Печорско-Онежской и Ильменско-Западнодвинской. Цифры заболоченности Среднерусской области, как она здесь понимается, не имеется. Некоторое представление о заболоченности последней дает процент заболоченности Московской и Ивановской областей, входящих большей своей частью в Среднерусскую область, — 11,5% и 15,3% (Д. Герасимов, 1932). Наиболее заболоченные административные единицы области дают значительно более высокие цифры. Так, наиболее болотистые уезды б. Московской губ., целиком лежащие в пределах нашей области (Орехово-Зуевский и Егорьевский), дают 22% и 17% заболоченности (А. Хаустов, 1931). Богатые болотами природные районы имеют еще более высокий процент заболоченности. Однако точных данных не имеется. Распределение болот неравномерно и, как и всюду, обусловливается рельефом. Здесь выделяется ряд низменных районов с сильной болотистостью. Главнейшие из них: Мещерский край, занимающий большую часть Окско-Клязьминского водораздела, Переяславская котловина и Балахнинская низменность к северу от Клязьмы. При более детальном рассмотрении здесь можно установить более дробные районы в пределах названных выше.

VI зона. Эвтрофные и олиготрофные сосново-сфагновые торфяники юга хвойной зоны

Эта зона располагается южнее предыдущей в южной части таежной зоны, главным образом в пределах полосы хвойных лесов с широколиственными породами. Северной границей зоны является южная граница зоны мочежинных торфяников (см. выше). Эта граница в значительной степени обусловлена рельефом. Южная граница зоны в общем близка к северной границе широколиственных лесов.

В отличие от предыдущей зоны здесь широко распространены эвтрофные торфяники, которые территориально в общем господствуют над олиготрофными. Этим определяется смешанный характер зоны и объясняется ее название. Олиготрофные торфяники зоны более однообразны и лучше изучены, чем эвтрофные, и поэтому характеристику зоны мы начнем с них. Эти торфяники сосново-сфагновые, т. е. со сплошным ярусом сосны обычно по всей своей поверхности, без мочежин и вторичных озерков. Этот тип болот, близкий к континентальным Waldhochmoore H. Osvald'a (1925), свойственен именно рассматриваемой зоне, с ее сравнительно континентальным климатом, с значительной испаряемостью. Сравнительная сухость этих болот, их облесенность, отсутствие мочежин и открытых водных пространств, суть зональные черты, обусловленные указанными особенностями климата, так же как и сравнительно высокая степень разложения верхнего слоя сфагнового торфа и большая пнистость залежи. Эти особенности строения указывают на то, что и в прошлом торфонакопление шло медленно, а разложение торфа интенсивно, и условия для роста сосны были благоприятны. Указанные черты свойственны торфяникам малого или среднего размера порядка от нескольких га

до сотен га. Крупные олиготрофные торфяники порядка тысяч га, вообще редкие здесь, в общем того же типа. Лишь иногда в центральной части их встречаются островки мочежинных комплексов, значительно уступающие по площади сосново-сфагновым комплексам. Сосново-сфагновые торфяники зоны представляют здесь конечную, устойчивую стадию развития олиготрофных болот. Севернее, как мы видели выше, эти торфяники представляют по преимуществу начальную стадию развития и невелики по площади. Крупные северные торфяники конечной стадии развития относятся к мочежинному типу.

Сосново-сфагновые болота рассматриваемой зоны распадаются на три типа: 1. Сосново-кустарничково-сфагновые болота.
2. Сосново-кустарничково-пушицевые сфагновые болота.
3. Сосново-пушицевые сфагновые болота.

Их географическим распространением удобно пользоваться для разделения зоны на области (см. ниже). Уже внешний вид олиготрофных болот зоны показывает, что роль сфагна в растительном покрове уменьшается по сравнению с предыдущей зоной. Общий вид болот определяет древесный ярус — издалека болото напоминает лес. Вблизи сфагновый покров полуприкрыт цветковой растительностью, а иногда почти вовсе прикрыт ярусом *Ericaceae*. На мочежинных торфяниках следующей к северу зоны сфагновый ковер выступает как главный компонент олиготрофных ценозов. Уменьшение роли сфагна в современной растительности отражается и на строении залежи: олиготрофные сфагновые торфа, в том числе и верхнего слоя, часто содержат значительную примесь цветковых растений, остатков сосны и особенно пушицы (пушицево-сфагновые торфа). Эти смешанные олиготрофные торфа повидимому характерны для зоны. Севернее широко распространены чисто сфагновые торфа, с примесью цветковых компонентов не выше 15%. Изменяя свой состав, сфагновые торфа уменьшают свою мощность и роль в сложении торфяной залежи. В отличие от предыдущей зоны мезо- и эвтрофные типы торфообразовачия здесь преобладают. Не только условия сфагнового торфообразования, но и торфообразования вообще, в рассматриваемой зоне ухудшаются — мощность торфяников здесь меньше, чем в предыдущей зоне (см. приложение и табл., стр. 338 и 342). Олиготрофные болота описываемой зоны беднее по своему флористическому составу и по числу ассоциаций, чем болота ближайшей к северу зоны. Такие растения, как *Eriophorum russeolum*, *Sphagnum Lindbergii*, заходящие еще в северную зону, здесь, повидимому, отсутствуют. *Betula nana*, *Empetrum nigrum* имеют лишь изолированные местонахождения и в физиономии болот никакой роли не играют. Морошковые болота имеют здесь лишь островные местонахождения, например на севере б. Дмитровского у. Московской губ. (N. Katz, 1927), вообще же морошковые ассоциации не играют на болотах никакой роли, а морошка является вообще редкой. Что касается мезо- и эвтрофных болот, то их отличие от болот предыдущей зоны, вследствие недостаточной изученности этих типов, установить трудно. Черноольшанники встречаются уже во всей зоне как обычный тип. Гипновые торфяники приобретают здесь несколько иной характер, чем в соседней к северу зоне. Мочежинный микрорельеф, широко распространенный на них в северо-восточной части последней, в общем угасает здесь, так же как и аналогичные комплексы олиготрофных болот, встречаясь впрочем еще тут и там как на эвтрофных, так и на мезотрофных болотах. Изменяется и флористический состав гипновых торфяников. Например *Betula nana*, широко распространенная опять-таки на северо-востоке

предыдущей зоны, заменяется здесь *Betula humilis.* В общем же, почти все типы этой зоны, перечисленные выше, мы находим и здесь. Заболоченность зоны резко падает по сравнению с более северными широтами. 40% заболоченности — цифра, которую дают наиболее заболоченные равнинные районы Украинско-Белорусского Полесья (Е. Лавренко, 1927; С. Тюремнов, 1931), повидимому, является максимальной. В общем заболоченность больше всего на западе зоны (Полесье), к востоку она падает. Что касается коэфициента отношения площади торфяников к общей заболоченной площади, то он высок и вероятно близок к предыдущей зоне.

Зона разделяется на ряд областей, описанных ниже:

VI—1. Камско-Ветлужская область эвтрофных и сосново-кустарничково-сфагновых торфяников.

Эта область занимает бассейн Средней Камы, всей Вятки и всей Ветлуги.

Олиготрофные болота, хотя и занимают меньшую площадь, чем мезо- и эвтрофные, но лучше изучены и более подходят для характеристики области, чем два последних типа. Олиготрофные болота обычно невелики, малого или среднего размера, т. е. порядка десятков и сотен га, реже встречаются крупные массивы. Эти болота обычно сосново-кустарничково-сфагновые, значительно реже кустарничково-пушицево-сфагновые; при этом на кустарничковых болотах обычно ассоциации кассандры занимают большую площадь, чем ассоциации остальных *Ericaceae* вместе. Поэтому, мы называем эти болота сосново-кассандрово-сфагновыми. Именно этот тип олиготрофных болот встречался мне наиболее часто на протяжении от Ветлуги до б. Малмыжского у. Вятской губ. и является характерным типом всей области, за исключением может быть Приуралья, где усиливается роль *Ledum.* Господство *Ericaceae* на сосново-сфагновых болотах является континентальным признаком. Господство кассандры в условиях Европейской равнины для данной зоны служит восточным признаком, западнее усиливается *Ledum* и *Eriphorum vaginatum* (см. об этом ниже). Для строения болот этого типа характерны средне и сильно разложившийся пушицево-сфагновый торф и большая пнистость. Эти признаки Д. Герасимов (1927) считает характерными для подобных болот в Пермском районе, Марийской области, средней части б. Нижегородской губ. и для более западных, лежащих уже за пределами нашей области, районов б. Калужской и Минской губ. Вероятно, эти признаки свойственны сосново-сфагновым болотам всей зоны (см. выше).

На крупных олиготрофных болотах встречаются иногда, среди фона сосново-сфагновых комплексов островки комплексов кочек и мочежин, например между Нижней Ветлугой и Волгой [Н. Кац, 1929 (с), А. Уранов, 1928, Н. Властова, 1933]. Из мезотрофных болот наиболее часты сфагновые с ярусом *Carex lasiocarpa.* В приволжской песчаной полосе эти болота нередко весьма значительны по размерам, с сосной и березой или безлесны с ковром *Sphagnum Dusenii* и *Sph. apiculatum,* а иногда широко распространен *Sph. subbicolor.* Эти болота нередко располагаются в глубоких междюнных котловинах и в этих случаях часто сильно обводнены и нередко вовсе без древесной растительности. Иногда на этих болотах своеобразные сфагновые комплексы мезотрофных гряд и мочежин — аналоги олиготрофных мочежинных комплексов [Н. Кац, 1929 (с), Н. Властова, 1933]. Эвтрофные болота области изучены слабо. Широко распространены здесь гипновые торфяники. Они встречаются в долинах небольших речек, на древних террасах более крупных рек, а иногда на месте

выходов грунтовых вод в водораздельных длинных и извилистых котловинах, как, например, на севере б. Вятской губ. В Feldschicht'е преобладают осоки *Carex diandra*, *Carex rostrata*, часто *Betula humilis*, в моховом покрове — *Drepanocladus vernicosus*, иногда *Camptothecium*, *Paludella* и некоторые другие мхи. Нередко на гипновых болотах распространены своеобразные эвтрофные комплексы гряд и мочежин (в б. Вятской губ., например, севернее широты г. Нолинска — А. Фокин, 1930). Эти аналоги олиготрофных сфагновых грядово-мочежинных комплексов спускаются здесь южиее этих последних.

Особую разновидность эвтрофных гипновых болот представляют болота с более или менее сплошным ковром *Sphagnum Warnstorfii*, широко распространенные в Приуралье по всей широте области, а западнее (б. Вятская губ.) во всяком случае в севериой ее половине. Болота эти по своему флористическому составу близки к упомянутым выше осоково-гипновым. Из осок в Приуралье преобладают *Carex paradoxa*, *Carex dioica*, *Carex pauciflora*, *Carex lasiocarpa* (Д. Герасимов, 1926). Дальше на запад в следующей болотной области болота с *Sph. Warnstorfii* в общем еще обычны (по крайней мере на севере б. Московской губ.). Еще дальше на запад в Среднеднепровско-Припятской области *Sph. Warnstorfii* становится еще более редким. В Украинском Полесье он уже редок флористически (Д. Зеров, 1928), и болота со *Sph. Warnstorfii* вряд ли заслуживают быть выделенными здесь в особый тип.

Повидимому, для рассматриваемой области характерно слабое распространение черноольшанников.[1] На севере области они, повидимому, уже близки к границе своего сплошного распространения. Они, например, отсутствуют в районе г. Никольска, где отсутствуют и черноольховые торфа, заменяясь еловыми [Т. Работнов, 1929 (в)].

Из других типов эвтрофных болот, вероятно, обычны облесенные осоковые кочкарники и на востоке области смешанные леса на торфе из ели, березы, сосны, иногда, например в Приуралье, ольхи — *A. glutinosa* и *A. incana* (Д. Герасимов, 1934). Эти лесные болота с пестрым травянистым покровом из той же *Carex caespitosa* и других осок, *Ericaceae*, видами *Equisetum*, с участием мхов, отчасти сфагновых. Заболоченность всей области в целом неизвестна. Сильнее заболочены Приуралье и полоса флювио-гляциальных песков левобережья Волги от г. Горького до Козьмодемьянска и далее на восток, где заболоченность может доходить до 30% [Д. Герасимов, 1927]. Севернее этой полосы заболоченность падает. В пределах ее могут быть выделены отдельные сильно заболоченные районы, например Керженецко-Ветлужский, между низовьями этих двух рек, Козьмодемьянский.

VI—2. Московско-Верхнеднепровская область эвтрофных и олиготрофных сосново-сфагновых торфяников занимает область Верхией и левобережье Средней Клязьмы, бассейн реки Москвы, верховье Днепра и верховье Десны. Сравнительно хорошо изучена восточная часть области, входящая в б. Московскую губ. Центральная и западная части области почти не изучены. Олиготрофные болота, имеющие значительные площади, относятся к сосново-кустарничково-пушицево-сфагновому типу, болота меньшей площади часто сосново-кустарничково-сфагновые. На этих последних из *Ericaceae*, наряду с ассоциациями *Cassandra*, бóльшую роль играют

---

[1] Д. Герасимов (1934) хотя и приводит для Приуралья Erlebruchwald, но в числе господствующих деревьев указывает две ольхи и березу.

и ассоциации *Ledum*. В восточной части области в б. Дмитровском у. Московской губ. и к юго-востоку от г. Калинина, по моим наблюдениям, ассоциации *Ledum* играют чаще большую роль на сосново-кустарничково-сфагновых болотах, чем ассоциации кассандры. Реже соотношение обратное. Вероятно это имеет место и для всей области. Это уменьшение роли кассандры по сравнению с восточной частью зоны быть может можно поставить в связь с ее поредением при приближении к западной границе ее распространения.

Таким образом по сравнению с иосточной частью зоны (предыдущая область) здесь усиливается роль пушицы и багульника за счет кассандры, причем сосново-кассандрово-сфагновые болота востока сменяются сосново-сфагновым типом с преобладанием обычно багульника (малые болота) и сосново-пушицево-кустарничковым типом на более крупных массивах.

Строение олиготрофных болот области имеет в общем черты континентального климата, свойственные вообще болотам этой зоны — т. е. сравнительно хорошо доверху разложившийся торф, часто вверху с большой примесью пушицы, и значительную пнистость (Д. Герасимов, 1924).

Естественный тип мезотрофных болот области — это болота с ярусом сосны и березы, господством в верхнем Feldchicht'e *Carex filiformis* и сфагновым ковром (*Sphagnum recurvum* s. l. и другие виды). Эвтрофные болота на востоке области относятся к таким типам [N. Katz, 1929(a)]:

1. Настоящие черноольшанники с богатым и разноообразным травянистым покровом.

2. Кочкарники с *Carex caespitosa*, отчасти *Carex paradoxa* с ярусом черной ольхи, березы (чаще всего) и сосны без сплошного мохового покрова. [1]

3. Травяно-осоково-гипновые болота частью с древесным ярусом из березы, частью без него со сплошным ковром мхов *Aulacomnium*, *Camptothecium*, *Drepanocladus vernicosus*, в редких случаях с участками грядово-мочежинных комплексов. Здесь часто образует ассоциации *Betula humilis* на сплошном ковре мхов с ярусом осок и широколиственных двудольных (*Comarum*, *Menyanthes*) под приземистой березкой или без этого яруса. Болота эти располагаются обычно в древних долинах рек и озерных котловин.

4. Травяно-осоково-сфагновые эвтрофные болота со сплошным покровом *Sph. Warnstorfii*, тоже часто с древесным ярусом, имеющие значительное распространение в области, заслуживают быть выделенными в особый тип. По флористическому составу эти болота близки к предыдущему типу.

Описанные типы часто сочетаются в пространстве вместе, образуя массивы смешанного характера, причем отдельные типы закономерно располагаются друг относительно друга, например, в древних долинах Яхромы и других рек в виде зон, вытянутых в общем вдоль долины, причем второй тип располагается по периферии болота, а третий — в центре [N. Katz, 1929(a)]. Осоковые кочкарники при этом или симметрично располагаются по обе стороны гипнового болота, как по направлению к реке, так и к водоразделу, образуя более или менее симметричный профиль, или примыкают к гипновому болоту с какой-нибудь одной стороны, давая асимметричный профиль. Вся

---

[1] Болота первого и второго типа относятся в значительной своей части к заболоченным землям.

свита зон может повторяться по обе стороны реки как в правой, так и левой пойме, или только с одной стороны. Подобные же смешанные болота с зональным расположением типов описаны и для других районов области — в б. Звенигородском (Д. Мещеряков, 1927) и Московском у. (М. Рынкевич, 1928).

Воздействие покосов и пожаров на осоково-гипновые болота ведет к их обезлесению, обеднению их флористического состава, к исчезновению характерных и редких видов растений, к частичной смене доминирующих видов осок (развитие *Carex rostrata*, отчастн *Carex vulgaris*), мхов (может быть этому приписать усиление *Acrocladium cuspidatum* при увеличении делювиальных сносов с распахиваемых коренных берегов). В результате этого создается производный тип гипновых болот нроде описанных Д. Мещеряковым (1927) и М. Рынкевич (1928). Иногда подобные, близкие по своему характеру к описанным, гипновые болота могут возникать, повидимому, и на месте облесенных болот типа осоковых кочкарников (Д. Мещеряков, 1930).

Осоково-гипновые болота б. Московской губ. сложены обычно осоковыми торфами с примесью древесных остатков и нередко подстилаются сапропелями, залегающими в некоторых случаях на аллювиях древних долин (М. Рынкевич, 1928).

VI—3. Среднеднепровско-Припятская область эвтрофных и олиготрофных сосново-пушицево-сфагновых торфяников

Эта область занимает Полесско-Припятскую котловину к югу от линии Слуцк-Бобруйск-Рогачев, левобережное Украинское Полесье и левобережье Среднего Днепра. Граница, отделяющая эту область от предыдущей, проведена по гипсометрической карте. К востоку от этой граиицы, рельеф приобретает возвышенный характер, к западу становится низменным. Область в целом, как и вся зона, характеризуется преобладанием эвтрофных болот над олиготрофными. Последние относятся главным образом к сосново-пушицево-сфагновому и сосново-кустарничково-пушицево-сфагновому типу. Маленькие болота нередко сосново-кустарничково-сфагновые. Для области, по крайней мере большей, заиадной ее части, характерно отсутствие сосново-кассандрово-сфагновых болот и вообще болот со сколько-нибудь заметным участием ассоциаций кассандры.[1] Широкое развитие чисто пушицевых сосново-сфагновых болот и отсутствие ассоциаций кассандры придает этой области западный характер. Южными чертами являются: 1) отсутствие серой ольхи (О. Полянская, 1929), встречающейся еще в предыдущей болотной области и придающей местами болотам ее северной части (север б. Московской губ.) своим массовым присутствием на нарушенных участках особый характер; 2) отсутствие *Betula nana*, *Empetrum*, по крайней мере в бóльшей, западной части области (О. Полянская, 1929) и 3) нахождение реликтов водной флоры — сальвинии, альдрованды, *Trapa*.

Господствующий тип болот — эвтрофный. Важно отметить, что эвтрофные болота, в частности и гипновые, образуют в большей части области не только в долинах, но и на значительно заболоченных межречьях большие массивы, являясь весьма важным элементом ландшафта.[2] Эвтрофные болота области разнообразны. Главная масса

[1] Это растение в западной части области отсутствует вовсе, а в остальной встречается редко (О. Полянская, 1929).

[2] Большая заболоченность и широкое распространение водораздельных болот — важное отличие от предыдущей области.

болот находится в Белорусском Полесье. Здесь, по С. Тюремному (1931), в области Припяти и ее правых и левых притоков сплошь распространены эвтрофные болота как в долинах, так и на водоразделах. Заливаемые рекой придолинные болота Припяти и ее левых притоков обычно безлесны, сильно обводнены, осоковые (часто кочкарники с *Carex stricta*) и тростниковые, а также тростниково- и осоково-хвощевые. На межречьях, слабее, но все же покрывающихся почти сплошь водою разливов, располагаются безлесные осоково-гипновые болота. Всюду обычны и черноольшанники. Осоковые и тростниковые болота сложены в основной толще осоковыми торфами (без древесных остатков, а иногда и с ними), а также торфами с большим содержанием хвоща. Местами мощная толща ольхового торфа. Встречаются также и донные тростниковые торфа. Гипновые болота межречий бассейна Припяти маломощные, в среднем 1—2 м глубины. Залежь сложена внизу тростниковым, сверху осоково-гипновым торфом. На водоразделах Припяти и Березины к востоку от Мозыря и на водоразделе Днепра и Сожа заболоченность меньше, но здесь также имеются крупные, до нескольких десятков тысяч га эвтрофные, водораздельные, осоково-гипновые массивы, близкие по растительности и строению к описанным выше, но с более глубокой залежью (С. Тюремнов, 1931). К югу от Припяти крупные осоково-гипновые болота распространены по ее притокам: Славечно, Убороти (Е. Лавренко, 1927; С. Тюремнов, 1931). В общем здесь преобладают осоковые, тростниковые и гипново-осоковые болота (Е. Лавренко ex litteris). Северо-западный угол Украинского Полесья характеризуется широким развитием олиготрофных сфагновых болот. Встречаются здесь и мезотрофные, а также гипново-осоковые болота (см. ниже) (по Е. Лавренко ex litteris), редеющие к южной окраине Полесья. В остальной части правобережья Украинского Полесья вновь получают преобладание осоково-гипновые, осоковые (среди них кочкарники с *Carex stricta*) и отчасти тростниковые болота. Дальше на восток в левобережном Украинском Полесье болота в общем сохраняют тот же характер. Здесь бологистость еще велика, и нередко весьма обширные болота занимают как поймы, так и котловины водоразделов, а равно и низины, пересекающие эти последние (В. Матюшенко, 1925; Е. Лавренко). Широко распространены гипново-осоковые болота (с осоками *Carex limosa*, *C. filiformis*, *C. diandra*, *Menyanthes* и др.), затем крупноосоковые болота с преобладанием *Carex stricta*, отчасти *C. rostrata* и *C. vesicaria*, и, наконец, тростниковые болота (А. Ракочи, 1900). Олиго- и мезотрофные болота здесь редки. В левобережном Полесье широко распространены так же, как и в соседнем правобережном, гипново-осоковые торфа (В. Матюшенко, 1925). Заболоченность области весьма значительна и падает с северо-запада на юго-восток. Так, Мозырский, Бобруйский и Гомельский округа заболочены на 45% (Д. Герасимов, 1932). Южнее, в Коростенском округе, болот около 33%, а на южной окраине Полесья (Житомирский округ) заболоченность падает до 15% (Е. Лавренко, 1927). К востоку процент болот меньше: в Киевском — 18,8%, в Черниговском — 16,2%. В юго-восточном углу области заболоченность от 10% и ниже (Е. Лавренко; Е. Оппоков, 1917; А. Ракочи, 1900).

Основные черты рассматриваемой области таковы:

1. Значительная (сравнительно с центром и востоком зоны) заболоченность.

2. Положение болот не только в долинах, но и на водоразделах.

3. Преобладание эвтрофных болот над сосново-сфагновыми, кроме некоторых районов.

4. Из эвтрофных болот наиболее распространены осоково-гипновые, осоковые и тростниковые. Часты также черноольшанники.

5. Значительно распространены крупные осоково-гипновые межречные болота.

6. В залежи характерно отметить большое участие наряду с гипново-осоковыми и осоковыми (частью с древесными остатками) торфами, также тростниковых и черноольховых.

7. Большая роль в залежи двух последних типов торфа, так же как и широкое распространение черноольховых и тростниковых болот, придает области южный и западный характер.

VII зона. Тростниковые прибрежно-водные болота и эвтрофные осоковые торфяники полосы широколиственных лесов и лесостепи

Эта болотная зона занимает в общем зону широколиственных лесов и лесостепи (северная степь В. Алехина). Северная ее граница в общем совпадает с северной границей широколиственных лесов, [1] но местами отступает к югу от этой последней или же вдается в зону хвойно-широколиственную. Южная граница зоны совпадает в общем с южной границей лесостепи.

Основные черты зоны — это безраздельное господство эвтрофных болот при отсутствии олиготрофных выпуклых торфяников (островное нахождение их в пределах зоны не исключено), и широкое развитие среди первых заболоченных пространств и в частности заболоченных вод с прибрежно-водными ценозами, за счет надводных торфяников. Данные, характеризующие отношение площади надводных торфяников к общей площади болот для зоны в целом отсутствуют. Приводимые ниже цифры, вычисленные на основании таблицы Д. Герасимова (1932, стр. 49), несмотря на их неточность, показывают для отдельных областей сравнительно малую величину этого отношения. Для УССР в целом это отношение — 0,25 (если исключить Украинское Полесье, относящееся к предыдущей зоне, то цифра будет меньше), для Средневолжской области — 0,20 и для ЦЧО — всего 0,11. Таким образом для этих областей торфяники составляют от 1/5 до 1/9 всей площади болот. Преобладание заболоченных пространств над надводными торфяниками является следствием неблагоприятного для торфообразования климата, с высоким коэфициентом испаряемости. То же преобладание мы отмечали выше для северных болотных зон, входящих в тундру. И там это отношение является следствием климата, но зависит уже от другого его свойства — низкой температуры вегетационного периода. При кажущемся сходстве болотных зон тундры и степи (преобладание заболоченных земель над торфяниками), имеется однако и глубокое различие, а именно в тундре заболоченные пространства представлены главным образом заболоченными землями, т. е. заболоченной сушей или заболоченными подзолистыми почвами, по терминологии почвоведов, в лесостепи же, и особенно дальше на юг в степи (см. ниже) заболоченные пространства — это главным образом воды, зарастающие водными и прибрежно-

[1] Лавренко полагает (in litteris), что это положение можно принять и для восточной почти неисследованной части зоны (Урал), как это и сделано в настоящей статье.

водными ценозами. Широкое развитие именно зарастающих водных пространств, главным образом тростниковых болот, частью без торфа, частью с лимническим торфом малой, а иногда и более значительной мощности, есть характерная особенность зоны. Южнее, в степи болота этого типа (плавни и др.), являются главным по площади типом болот. На севере, в тундре — поверхностно заболоченная суша с тонким слоем торфа имеет громадное распространение, низкий коэфициент испаряемости и вечная мерзлота способствуют широкому развитию процессов заболачивания, низкая же температура ограничивает торфонакопление и развитие торфяников. В лесостепи, особенно в степи, высокий коэфициент испаряемости сильно ограничивает не только накопление торфа, но и заболачивание. Как следствие отсюда является то, что общая заболоченность здесь весьма невелика, и процессы заболачивания суши не получают развития. Заболачивание идет главным образом лишь там, где имеются свободные запасы воды—постоянные (водоемы) или временные (заливание полыми аллювиальными водами).

Итак, условия климата в рассматриваемой зоне неблагоприятны для террестрического заболачивания. И для торфонакопления эти условия не так благоприятны, как в зоне хвойной. В современный период процессы разрушения торфяников являются даже преобладающими. Интенсивная земледельческая культура в пределах зоны ведет не только к непосредственному уничтожению болот и торфяников, но и вообще создает неблагоприятные для них условия. Уничтожение лесов вызывает быстрое таяние снегов весной и сильные паводки рек, ведущие к заносу пойменных торфяников илом. Сильное развитие сети оврагов и их быстрое углубление вызывает опять-таки погребение долинных торфяников илом, а также их осушку, отмирание болотной растительности и остановку процессов торфообразования.

Заболоченность зоны сама по себе невелика, и особенно по сравнению с соседней к северу зоной. Наиболее заболочена ее северо-западная, прилегающая к Полесью, часть. В Полтавской лесостепи (цифры приведены по Е. Лавренко — Вісник природознавства, № 3—4) болота занимают еще 5 — 10% всей территории. На юго-западе в Киевской лесостепи заболоченность падает до 1,5—3,5% (на самом юге ее до 0,3%), а в Подольском южном районе с сильно расчлененным рельефом до 0,3—1,0%. На восток от Полтавского района заболоченность тоже падает — в Харьковско-Полтавской лесостепи до 4,8—2,4%. Далее на восток за пределами Украины данных почти нет. Несомненно однако, что заболоченность здесь еще меньше, например для Башкирской республики приводится цифра 0,85% (Р. Быховский, 1929).

Эвтрофные болота зоны (характеристика приводится на основании главным образом данных Е. Лавренко и др. о болотах украинской лесостепи, в виду отсутствия данных о болотах, расположенных далее на восток) главным образом двух типов: первый тип — прибрежно-водные приречные и приозерные болота с господством тростника, отчасти *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*, часто *T. angustifolia*. Эти прибрежно-водные болота бывают частью без торфа, частью с лимническими отложениями разной мощности; второй тип — осоковые болота. Здесь мы различаем:

1. Аллювиальные крупноосоковые болота с преобладанием *Carex gracilis*, иногда *Carex stricta*, *C. riparia*, *C. acutiformis*, в некоторых случаях *Glyceria aquatica*.

2. Осоково-гипновые болота более или менее свободные от влияния аллювиальных вод, преимущественно на надлуговых террасах

с господством *Carex lasiocarpa*, *C. teretiuscula*, *C. limosa*, *C. stricta*, *C. paradoxa* (Лавренко), часто с хорошо развитым моховым ковром из *Drepanocladus aduncus* и *vernicosus*, *Acrocladium cuspidatum*, *Calliergon giganteum* и *cordifolium* (Е. Лавренко, 1917; В. Матюшенко, 1928). Осоково-гипновые болота являются торфяниками, часто с более или менее мощным слоем осоково-гипнового торфа под моховой дерниной как, например, болота по Трубежу, где этот торф достигает мощности до 3 м (В. Матюшенко, 1928). Эти осоково-гипновые торфяники являются, по В. Матюшенко (1928), конечной стадией развития болот на Украине, что приложимо лишь к лесостепи. Отличительная особенность их — отсутствие грядово-мочежинного микрорельефа, довольно обычного на крупных гипновых болотах зоны олиготрофных мочежинных болот и еще встречающегося в следующей на юг зоне. Другие отличия осоковых болот лесостепи от болот таежной полосы — флористического порядка. Здесь заметно возрастает роль ряда видов, как *Carex riparia*, *C. acutiformis*, особенно *C. stricta*, массовое развитие которой особенно характерно для лесостепи, и ряда других растений. В хвойной зоне эти виды доминируют реже, а в северной ее части, повидимому, вообще сходят на-нет. С другой стороны, многие массовые виды хвойной зоны, например *Carex rostrata*, играют далеко не такую роль в рассматриваемой зоне. Любопытно, что многие типичные мезо- и олиготрофные виды болот хвойной зоны делаются здесь эвтрофными — так, олиготрофная *Rhynchospora* растет на Украине только на мезо- и эвтрофных болотах, а типичная мезотрофная в хвойной зоне *Carex lasiocarpa* является на Украине эвтрофной (Е. Лавренко).

Любопытно, что в б. Харьковской губ. в определенных мною сборах сфагнов наибольшее число гербарных листов падает на эвтрофные и мезотрофные виды — *Sphagnum subbicolor*, *Sph. obtusum*, *Sph. cymbifolium* и мезо-олиготрофный *Sph. recurvum* P. B. Это преобладание отражает, несомненно, природные соотношения. Несомненно, во всей рассматриваемой зоне олиготрофные сфагны встречаются реже, чем мезо- и эвтрофные, обратно тому, что в хвойной зоне.

Не только ассоциации, но и типы болот, распространенные дальше на север и свойственные таежной зоне, отсутствуют в рассматриваемой зоне. Назовем, например, еловые леса на торфе, болота с массовым развитием *Sph. Warnstorfii*. Ценозы с преобладанием *Betula humilis* начинают встречаться лишь к северу от Десны в левобережном Полесье и лишь немного переходят южную границу последнего. Из лесных эвтрофных болот ранее были широко распространены черноольшанники, которые в настоящее время усиленно истребляются. Это, повидимому, главный естественный тип лесных болот лесостепи. По сравнению с черноольшанниками таежной зоны аналогичные образования лесостепи отличаются, во-первых, отсутствием ели и ее спутников, которыми насыщены северные ольшанники, вопреки мнению З. Смирновой (1928) и др. об однородности флористического состава черноольшанников. Во-вторых — длительной поемностью, которая объясняется сравнительно низким положением их над уровнем весенних разливов, в то время как типичные северные черноольшанники притеррасного типа не подвергаются затоплению (указание Р. Еленевского).

Мезотрофные болота не играют заметной роли, но встречаются здесь и там в пределах зоны по пескам надлуговых террас или вне их на тех же почвах. Это или 1) сфагновые сплавины водного происхождения, с поясом *Carex stricta* по периферии часто в запа-

динах вторых террас б. Харьковской губ. (Е. Лавренко, 1922) или 2) сухие, облесенные сосной и березой сфагновые торфяники суходольного происхождения, часто особенно богатые видами олиготрофных болот таежной зоны, в частности *Ericaceae*, и иногда даже напоминающие эти болота по своим ассоциациям (см. В. Доктуровский, 1925; Н. Савич, 1928), но обычно лишь с тонким верхним слоем сфагнового торфа на толще эвтрофных торфов. [1] Этот слой образовался, повидимому, в связи с ухудшением климата в последний послеледниковый период. Мезотрофные болота на юг постепенно беднеют северными видами, но сохраняют некоторые из них до южной границы лесостепи.

В описываемой зоне встречаются своеобразные осоковые болота, обычно с *Carex stricta* и иногда еще с тростником в западинах и древних лессовых террасах. Они часто связаны пространственно и генетически с осиновыми кустами и развиваются на местах деградированных солонцов. Слой торфа здесь незначителен, а водный режим весьма непостоянен — к концу лета эти болота часто пересыхают.

Из более южной зоны заходят сюда засоленные болота. Они местами например, в древнетеррасовых блюдцах Киевской лесостепи, даже весьма часты (В. Матюшенко, 1925). В б. Тамбовской губ. отмечены болота, частью солончаковатые, со *Scirpus Tabernaemontani*, частью с настоящими солончаковыми растениями по склонам речных оврагов, питаемые солеными ключами (Д. Литвинов, 1884).

Следует отметить, что водной флоре лесостепи придают особый характер третичные реликты *Salvinia natans*, *Trapa natans*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Caldesia parnassifolia*. Два последних вида почти не переходят северной границы зоны. Рассматриваемая зона, как выше отмечено, характеризуется преобладанием эвтрофных торфов. Среди них обычны осоково-гипновые торфа, достигающие значительной мощности. Роль этих торфов в пределах зоны убывает с севера на юг и в области степи они так же, как и гипновые болота, сходят на-нет. В лесостепи значение этих торфов на долинных болотах небольших притоков Днепра в области его обширных лессовых террас возрастает от их устья к верховьям вместе с уменьшением поемности (В. Матюшенко, 1925). Наибольшего развития осоково-гипновые торфа достигают в левобережном Черниговском районе и смежной части Киевского района, где они преобладают на водораздельных гипновых болотах (В. Матюшенко, 1925). В лесостепи и в лесной зоне Украины широко распространены тростниковые торфа, подстилающие часто осоково-гипновые и покоящиеся нередко на сапропелях.

Для всей зоны характерно расположение болот вообще и в частности торфяников главным образом в придолинных частях рек, в поймах, надпойменных террасах, а также на дне и склонах балок. Водораздельные болота в степных блюдцах редки, невелики, со слабым торфообразованием (см. выше).

VIII зона. **Прибрежно-водные тростниковые болота и засоленные болота степной полосы.** [2]

Эта зона занимает в европейской части Союза полосу ковыльных и полупустынных степей. Характерный ее признак — это отсутствие, за редкими исключениями, настоящих надводных торфяников. Уже

[1] Мощный до 2,5 м слой мало разложившегося сфагнового торфа, как на Леонидовском сфагновом болоте под Пензой (В. Доктуровский, 1925), является исключением.

[2] Граница зоны и двух ее подзон просмотрена Д. Виленским.

для предыдущей зоны мы установили низкий процент площади болот. Южнее, в степи, климатический коэфициент (отношение количества выпадающих за вегетационный период осадков к количеству испаряющейся за это же время воды — Б. Оношко, 1931) делается меньше, условия для торфонакопления становятся еще менее благоприятными и процент площади надводных торфяников приближается к нулю. Торфообразование, если и имеет место, то в ограниченном масштабе и при условиях постоянного или временного затопления в связи с реками и озерами. Эти торфа обычно тина лимнических или лимническо-тельматических отложений. Надводные торфа обычно не образуются.

Вторая особенность зоны — широкое развитие засоленных болот, куда мы относим настоящие солончаки, солоноватые болота и прибрежно-водные ценозы соленых водоемов. Распространение солонцов и солончаков по данным К. Глинки (1923) и Л. Прасолова (1927 и 1930) представляется в следующем виде: они начинают встречаться уже в лесостепи среди мощных черноземов. Здесь н южиее в зоне обыкновенных черноземои эти образования нередки, но встречаются лишь небольшими пятнами. Больше засоленных грунтов в зоне каштановой. Местами здесь так называемые солонцовые комплексы, где солонцы и солончаки преобладают. Солончаки занимают главным образом долины так же, как и далее на север, где они вместе с солонцами сосредоточены в заливаемых и древних поймах, а также в верховьях и на склонах балок. Южнее каштановой следует зона почти сплошного распространения солонцовых комплексов. Они занимают 50—75% всей поверхности. Преобладают здесь солонцы, но и солончаки часты по водораздельным понижениям или представляют обсохшие берега и днища соленых озер. Эта зона солонцовых комплексов на соленосных глинистых отложениях Каспия обозначена на почвенной карте Л. Прасолова (1930). Еще южнее в зоне светлобурых почв и сероземов в Прикаспийской низменности в низовьях Урала, Волги, Кумы, Терека количество солончаков увеличивается за счет солонцов, и солончаки занимают все понижения рельефа. Зону сероземов можно назвать областью сплошного распространения соленых болот (солончаков).

Солончаки могут располагаться в различных условиях рельефа: в древних и современных поймах, по склонам, тальвегам и в верховьях балок, в водораздельных западинах, в заливаемых весной плавнях, по берегам и на дне высыхающих соленых озер и, наконец, по морским побережьям. Для солончаков характерно, кроме избыточного содержания солей, непостоянство водного режима. Весной они имеют нередко вид соленых озер, позднее соленых грязей и, наконец, густых пухлых солончаков со сплошной коркой солей. Засоленность и увлажнение иногда меняются и от одного года к другому. Упомянутые изменения вызывают и лабильный характер растительности. Последняя в течение одного сезона или от года к году дает сдвиги в сторону прибрежно-водных, луговых, солоноватых и солонцовых ценозов, граничащих с солончаками. Кроме указанных изменений солончаковые болота в области подвижных песков подвергаются засыпанию. Растительные ассоциации засоленных болот вообще изучены весьма слабо: имеются данные только для Присивашья М. Котова (1929 и 1931), и М. Котова и О. Прянишникова (1929).

Для солончаков Сарептского района, характерны: виды *Obione*, *Halocnemum strobilaceum*, *Salicornia herbacea*, *Salsola soda*, *Scirpus Tabernaemontani*, *Suaeda maritima*, *Triglochin maritima* (Б. Келлер, 1907). В других областях видовой состав солончаков несколько изме-

няется. Большинство галофитов степной полосы арало-каспийского происхождения. В Украине число видов их убывает с юго-востока на северо-запад [Е. Лавренко, 1927(а), см. также карту на стр. 32].

Можно различить следующие типы засоленных болот (частью по Е. Лавренко ex litteris):

1. Мокрые солончаки переменного увлажнения с господством *Salicornia*, *Halocnemum*, *Obione*, *Salsola*, *Suaeda* и др.

2. Солоноватые болота с более постоянным увлажнением с *Scirpus Tabernaemontani* и *S. maritimus*, *Juncus maritimus* (Черноморско-Азовское побережье).

3. Тростниковые (иногда *Scirpus lacustris* или *Typha*, при наличии засоления главным образом *T. Laxmanii*), прибрежно-водные заросли в озерах разных степеней засоления, переходящие, с одной стороны в пресноводные плавни, с другой в мокрые солончаки.

Кроме засоленных болот в рассматриваемой зоне широко распространены прибрежно-водные „камышевые" заросли в озерах и по нижним течениям и дельтам больших рек — Днепра, Днестра, Дона, Волги, Кубани, Терека (плавни). Здесь господствует чаще всего *Phragmites communis*; нередко, например, на Нижнем Днепре громадные площади занимает *Typha angustifolia* (И. Пачоский, 1927). Кроме прибрежно-водных в плавнях обычны и ценозы подводных и плавающих растений. А. Флеров (1930) выделяет такие типы растительности плавней Кубани:

1. Заросли водных растений в глубоких водах, то пресных, то в разной степени соленых, сообщающиеся с морем или отрезанные от него, иногда с илом в 1—1,5 м мощности. Это „лиманный тип".

2. Тростниковые дельтовые болота,—главный по площади тип плавней. Это или постоянно затопленные водой заросли *Phragmites* с пятнами *Typha latifolia* и *T. angustifolia* с водными растениями и с отложениями органического ила, или временно затопляемые заросли того же тростника, здесь особенно густого и притом с тростниковым торфом до 60—70 см мощностью поверх ила, или же, наконец, невысоко и временно заливаемые (после спада воды — грунтовые воды на 0,2—0,4 м ниже поверхности) Phragmiteta с участием лугово-болотных растений или галофитов.

Своеобразное явление рассматриваемой зоны представляют болота, встречающиеся иногда в западиных степных водоразделов, а также и древних террас, имеющие часто правильную овальную или округлую форму и носящих разные названия — подов, лиманов, лопатин. Особенно изучены Причерноморские поды (М. Котов, 1927; И. Пачоский, 1917; А. Яната, 1913). Имеются указания на подобные образования в Северокавказском крае (И. Новопокровский и повидимому, имеются они также в б. Самарской губ. и Калмыцкой степи (А. Яната, 1913). Поды, в которых развивается лугово-болотная, прибрежно-водная растительность или мокрые солончаки, и представляют упомянутые степные болота. Как установлено для Черноморского побережья, характер растительности подов (и подовых болот) изменяется с севера на юг (А. Яната, 1913; И. Пачоский, 1917). К северу под влиянием выщелачивания дна подов и оподзаливанья подовые болота заменяются упомянутыми выше осоковыми кочкарниками с *Carex stricta* и осиновыми кустами. Водный режим подов весьма непостоянен. Благодаря этому растительность подов, имеющая во влажные годы лугово-болотный характер, может в сухие годы смениться лугово-степной растительностью (Е. Лавренко in litteris). В более северных подах болотная растительность (например с преобладанием *Heleocharis*) может

смениться луговой (*Agropyrum repens pseudocaesium* — А. Яната). Таким образом подовые болота представляют пример неустойчивых эфемерных болот. При распашке степей они обречены на более или менее быстрое исчезновение благодаря заносу их почвой. Из северных типов болот — черноольшанники имеют здесь лишь островное распространение, как следует из данных И. Пачоского (1915) и И. Спрыгина (1931) и И. Крашенинникова (1925). Севернее в области лесостепи они приобретают господствующее положение. Осоково-гипновые болота исчезают в степной зоне. Наиболее южный в Украине торфяник северного типа—Кардашинский—в районе дельты Днепра на его надлуговой террасе частично зарастает осоковыми группировками с *Carex stricta* и *Calamagrostis lanceolata*, но главным образом все же занят тростниковыми и рогозовыми ценозами (Е. Лавренко ex litteris). Виды олиготрофных болот в общем и целом не доходят до степной зоны, за исключением лишь некоторых, например видов *Drosera*, входящих в нее изолированными местонахождениями [Е. Лавренко, 1927 (а и в)]; *Menyanthes*, *Carex lasiocarpa*, *Calamagrostis lanceolata* доходят до низовьев Днепра, встречаясь на Кардашинском торфянике (Е. Лавренко in litteris). Другие мезо- и эвтрофные северяне, как *Drosera rotundifolia*, *Comarum*, *Impatiens*, *Eriophorum angustifolium* не доходят сюда, останавливаясь под Днепропетровском (И. Пачоский, 1927). Взамен этих видов в степной зоне появляется ряд новых видов, как *Ceratophyllum tanaiticum*, *Aldrovanda*, *Salvinia natans* и целый ряд галофитов черноморско-азовского и каспийского побережий. Ряд растений свойственен лишь подам и отмечен И. Пачоским (1917) для б. Херсонской губ., как *Lythrum thymifolia*, *Elatine hungarica*, *Damasonium stellatum* и встречается, согласно сообщениям Е. Лавренко, и в левобережье Днепра в б. Таврической губ.

Зону можно разбить на две области или подзоны:

VIII — 1. Область редких тростниковых и засоленных болот степной полосы, которая занимает зону степей и северную окраину пустынных степей. Заболоченность незначительна, в степной части Украины она от 0 до 1,5% и лишь в районах, захватывающих днепровские плавни (Криворожский и Херсонский), она поднимается до 2,3 и 2,7%. Районы же с расчлененным рельефом — Бердянско-Мариупольский горст и Донецкий кряж — совершенно лишены болот [данные Е. Лавренко, 1927 (в)].

VIII—2. Прикаспийская область сплошных засоленных и тростниковых болот занимает область Прикаспийских солянковых полупустынь и встречается отдельными участками дальше на запад (Присивашские солончаки). Граница области проведена по границе комплексов с преобладанием солонцов (почвенная карта в масштабе 1 : 2 520 000. Изд. Акад. Наук, 1929—1930).

Москва

10. IV. 1935

ТАБЛИЦА

Характеристика торфяно-болотных элементов, условий торфообразования, типов торфяных массивов и пр. по болотным зонам Европейской части Союза

№	Болотные зоны — Торфяно-болотные элементы и пр.	I зона осоковые заболоченные земли арктической тундры	II зона торфяники типичной тундры с мерзлыми дикраново-лишайниковыми буграми и мочежинами	III зона торфяники с крупны ми мерзлыми бугра ми и мочежинами	V зона олиготрофные торфяники таежной полосы комплексом гряд и мочежин	VI зона Эвтрофные и сосново-сфагновые торфяники юга хвойной зоны	VII зона Эвтрофные осоковые торфяники и тростниковые болота широколиственных лесов и лесостепи	VIII зона Плавни и засоленные болота степной полосы
1	[3]) Средняя заболоченность в процентах к общей площади	Не менее 50%	Около 50%	Не менее 50%	От 40% до 15% в отдельных районах свыше 50%)	От 25% до 10% (в отдельных районах до 40%)	От 10% до 0%. (в отдельных районах свыше 10%)	В западной части (Украина) от 1,5% до 0%, в отдельных районах около 3,0%. На ю.-в. зоны возрастает за счет солончаков
2	Характер господствующих заболоченных пространств[1]	Заболоченные земли (тундры)	Заболоченные земли (тундры)	Заболоченные земли (леса и пр.)	Заболоченные земли (леса, луга)	Заболоченные земли (леса, луга)	Заболоченные воды (водоемы), отчасти заболоченные земли (луга и пр.)	Солончаки (без торфа) и заболоченные воды (водоемы)
3	[3]) Процент площади торфяников ко всей заболоченной площади	Близок к 0%	Выше чем в I зоне (в Малоземельской тундре на севере ее ориентировочно 20—50%)	Выше, чем во II зоне	Около 50%	Около 50%	От 25 до 10%	Близок к 0%
4	Средняя мощность торфа (надводные торфяники)	Обычно до немногих десятков сантиметров	Больше, чем в I зоне	1,5—1,05 м	2,62 м	2,02 м	1,76 м	1,52 м
5	Интенсивность торфонакопления в современный период	Незначительная. Реликтовые торфяники в настоящее время деградируют	В общем слабая, главным образом в понижениях микрорельефа. Широко распространено разрушение торфа водой и другими агентами	Значительная в мочежинах и на невысоких сфагновы кочках. На крупны буграх торфянико слабее, часто разрушение	Большая во всяких условиях микрорельефа. Деградация [illegible] лишь местное значение	Большая повсюду	Слабее, чем в VI зоне. Деградация торфяников благодаря размыву их оврагами и пр.	Торфонакопление слабое, почти исключительно лимническое или лимническо-тельматическое. Повсюду деградация торфяников благодаря заносу, осолонению и пр.
6[3]	Средняя площадь торфяных массивов в га	Небольшая	Больше, чем в I зоне	Больше, чем во II зоне	1060 га	330 га	116 га	166 га[4]
7	Тип растительности болотных массивов	Чисто эвтрофные массивы	Обычны смешанные массивы. Олиго- и эвтрофные участки чередуются, нередко образуя комплекс	Обычны смешанные массивы с чередованием олиго- и эвтрофных участков часто в комплексе	Особенно типичны олиготрофные массивы с периферической каймой эвтрофной растительности	Чисто эвтрофные или олиготрофные (с эвтрофной каймой) массивы более характерны, чем смешанные	Почти исключительно эвтрофные массивы	Исключительно эвтрофные заросли водных растений и засоленые болота
8	Отношение площади олиготрофных к эвтрофным болотам[2]	Близко к 0. Эвтрофные заболоченные земли безраздельно господствуют	Оба типа торфяников широко распространены	Вероятно олиготрофные торфяники преобладают над эвтрофными	Олиготрофные торфяники сильно преобладают, примерно в отношении 3,8 : 1	Эвтрофные торфяники преобладают в отношении 1 : 0,5	Лишь эвтрофные торфяники. Олиготрофные отсутствуют. Отношение близко к 0	Отношение=0. Исключительно эвтрофные образования (заболоченные воды и засоленные болота)
9	Роль сфагнов в растительном покрове и в торфах	Незначительная, как в растительном покрове, так и в торфах	На повышениях микрорельефа слабая, в мочежинах иногда значительная. В торфе местами сфагны играют значительную роль	В мочежинах и на невысоких кочках большая, на крупных буграх слабая. В торфе — большая	На олиготрофных торфяниках сфагны почти повсюду безраздельно господствуют. В торфе они достигают максимального значения	На олиготрофных торфяниках сфагны хотя и всюду сплошь, но менее заметны, чем в зоне V, маскируясь остальной растительностью. В торфах роль их меньше, чем в зоне V	Незначительная как в растительном покрове, так и в торфах	Почти отсутствуют
10	Температурный режим	Сплошная неглубокая вечная мерзлота	Сплошная мерзлота в торфе кочек и мочежин (последние иногда оттаивают)	Бугры вечно мерзлые, мочежины обычно оттаивают до дна	Вечная мерзлота отсутствует совершенно			

[1] Относительно определения понятий — заболоченные пространства, заболоченные земли, заболоченные воды, болота и торфяники см. введение.
[2] Мезотрофные торфяники причислены к эвтрофным.
[3] Цифры в графах 1, 3, 6 имеют не абсолютное, а лишь сравнительное значение.
[4] Цифра преувеличена, так как в подсчет вошли главным образом крупные торфяники юго-западной части зоны (Украина).

Литература

1. Аболин Р. К вопросу о классификации болот Северо-Западной области. Москва, 1928. — 2. Аболин Р., Зоон С., Бонасевич Н. и др. Почвенно-мелиоративный очерк бассейна р. Терека. Акад. с.-х. наук им. Ленина. Труды Ленингр. отд., вып. 19, 1933. — 3. Алабышев В. Очерк растительности поймы правого берега р. Волхова, от дер. Слутки до р. Пчевжи. Материалы по исследованию в пойме р. Волхова, 1922 и 1924, вып. IX, Ленинград, 1926. — 4. Алехин В. Зональная и экстразональная растительность Курской губ. в связи с разделением губернии на естественные районы. Почвоведение, № 1—2, 1924. — 5. Андреев В. Растительность тундр Северного Канина. Оленьи пастбища Северного края. Архангельск, 1931. — 6. Андреев В. Подзоны тундр Северного края. Природа, № 10, 1932. — 7. Андреев В. Кормовые ресурсы оленеводства в западной части Большеземельской тундры. Оленьи пастбища Северного края, Ленинград, 1933. — 8. Anufriev G. A short account of the stratigraphy and plant associations of sphagnous bogs in the environs of Leningrad. Second International Soil Science Congress. Leningrad, 1930. — 9. Баранов В. И. Геоботанические исследования в Уральской области. Изв. Перм. биолог. Научно-иссл. инст., т. VIII, вып. 6—8. — 10. Берг Л. Ландшафтно-географические зоны СССР., ч. 1, Ленинград, 1931. — 11. Богдановская-Гиенэф И. Растительный покров верховых болот русской Прибалтики. Труды Петергоф. ест.-научн. инст., № 5, 1928. — 12. Быховский Р. Положение торфяного дела в Башреспублике. Вестн. торфян. дела, № 3, 1929. — 13. Властова Н. Растительный покров переходного болота Орехово-Зуевского района и некоторые технические свойства залежи. Труды Всесоюзн. инст. торфа, вып. 3, 1933. — 14. Герасимов Д. Научные и практические выводы при геоботаническом исследовании торфяных болот. Торфян. дело, № 12, 1924. — 15. Герасимов Д. Геоботаническое исследование торфяных болот Урала. Торфян. дело, № 3, 1926. — 16. Герасимов Д. Обследование болот Марийской области и Чувашской республики. Торфян. дело, № 10, 1927. — 17. Герасимов Д. Торф, его происхождение, залегание и распространение, 1932. — 18. Gerassimow D. Die Sphagnum-moose des Urals und Westsibiriens. Beiheft zum Bot. Zentralbl., Bd. LII, H. 13, 1934. — 19. Глинка К. Почвы России и прилегающих стран. М.—Л., 1923. — 20. Hoмen Th. East Carelia and Kola Lapmark. Fennia, Helsingfors, Bd. 42, 1921. — 21. Городков Б. Крупнобугристые торфяники и их географическое распространение. Природа, № 6, 1928. — 22. Городков Б. Вечная мерзлота в Северном крае. Изд. Акад. Наук, Ленинград, 1932. — 23. Гроссет Г. Геоботанический очерк северо-восточной части Ульяновской губ. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Новая серия, т. XLI, вып. 1—2, 1932. — 24. Дедов А. Летние оленьи пастбища восточной части Малоземельской тундры. „Оленьи пастбища Северного Края." Сб. II, 1933. — 25. Димо Н. и Келлер Б. В области полупустыни. Саратов, 1907. — 26. Доктуровский В. О торфяниках Пензенской губ. 1925. — 27. Докукин М. Болота северной Карелии и Мурманского края. Материалы по агрономическому изучению болотных почв. Вып. 1. Изд. Гос. инст. опытн. агрономии, Ленинград, 1929. — 28. Зеров Д. Торфові мохи України. Всеукраїнска Академія Наук. Тр. Фіз.-Мат. Віддилу, т. X, вып. 1. Киев, 1928. — 29. Зеров Д. Оліготрофні сфагнові болота північно-західної частіні Коростеньскої округи. Вестн. укр. инсторфа, вып. 1, Kieв, 1930. — 30. Калиниченко Н. и Пьявченко Н. Торфяные болота с.-в. части ЦЧО. Мелиорация и торф, № 8—9, 1932. — 31. Katz N. *Sphagnum*-moore im nördlichen Teile des Mosk. Gouvernements. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, т. XXXVI, вып. 3—4, 1927. — 32. Кац Н. О типах олиготрофных болот европейской части СССР и их широтной и меридиональной зональности. Тр. Научно-иссл. инст. при физ.-мат. фак. МГУ, Москва, 1928. — 33. Katz N. Zur Kenntnis der Niedermoore im Norden des Moskauer Gouvernements. Fedde, Repertorium, Beihefte LVI, 1929 (a). — 34. Кац Н. Растительность правобережья Волги Красно-Баковского у. Предварительный отчет о работах Нижегородской геоботанической экспедиции в 1928 г. Производительные силы Нижегородск. края, вып. 14, 1929 (c). —35. Katz N. Zur Kenntnis der Moore Nordosteuropas. Beihefte Bot. Zentrabl., Bd. XLVI, 1930 (a). — 36. Kihlman O. Pflanzenbiologische Studien aus Russischem Lappland, Acta Soc. pro Fauna et Flora. Fennia, т. VI, № 3, Helsingfors, 1890. — 37. Клопотов и Курдюмов. Перспективы развития торфяной промышленности на Украине. Изд. торф. части НКЗ УССР, Киев, 1927. — 38. Корчагин А. Мезенско-Тиманский отряд Экспедиции Всесоюзной Академии Наук 1932 г., Ленинград, 1933. — 39. Котов М. Ботанико-географические исследования в причерноморских степях. Наукові записки по біології, 1927. — 40. Котов М. Матеріали до вивчення рослинности понадсивашської смуги України. Український інститут прикладноботанікі. Харків, 1929 (a). — 41. Котов М. та О. Прянішніков. Матеріалі до вивчення рослинности понадсивашської смуги України. Український інститут прикладної ботаніки, Харків (в). — 42. Котов М. Растительность расположенного вблизи Сиваша соленого озера Оверьянского и его берегов. Юбилейный сборник 25-летия общественной и педагогической деятельности Б. Келлера. 1931. — 43. Красюк А. Очерк почв Северного края и Карельской АССР с их агрономической характеристикой. Ма-

териалы 2-й Конференции по изучению производительных сил Северного края, т. 2. Растительный мир и почвы. Архангельск, 1933. — 44. Лавренко Е. Болота Харьковской губ. Сельскохозяйств. жизнь, № 4—8, Купянск, 1922. — 45. Лавренко Е. Рослинність України. Харків, 1927. — 46. Лавренко Е. Болота України. Вісти. природознавства, № 3—4, 1927. — 47. Леонтьев А. Беломорско-Кулойский отряд. Экспед. Всесоюзн. Акад. Наук 1932 г. Ленинград, 1933. — 48. Литвинов Д. Очерк растительных формаций юго-восточной части Тамбовской губ. Труды СПБ о-ва естествоиспыт., т. XIV, вып. 2, 1884. — 49. Маляревский К. Колонизационные обследования территории, отведенной Мурманской ж. д. Сборник „Второй год колонизационной работы Мурманской ж. д.", Ленинград, 1926. — 50. Матюшенко В. Торфяные болота Украины. Торфян. дело, 1925. — 51. Матюшенко В. Материалы по исследованию торфяников Украины. Вып. 1. Исследование торфяных болот в долине р. Трубежа, левого притока Днепра. Труды Научно-иссл. торфян. инст., М., 1928. — 52. Матюшенко В. Обследование болот Башреспублики. Торфян. дело, № 2, 1929. — 53. Мещеряков Д. Природные условия мелиорации Нарского болотного массива. Труды Гос. лугового инст., вып. 4, 1927. — 54. Мещеряков Д. Геоботанический очерк лугов и болот юго-восточной Мещеры Рязанского округа. Бюлл. инст. лугов и пастбищ, № 4, 1930. — 55. Наумов А. И. Флора окрестностей с. Рублевки Богодуховского у. Труды о-ва испыт. природы при Харьковск. унив., т. XXXVII, 1902. — 56. Новопокровский И. (а). Естественно-исторические районы юго-восточной России (с картой). Изд. уполн. НКЗ на юге России. — 57. Новопокровский И. Материалы для познания растительности южного Предъуралья. Всесоюзн. сельскохоз. Акад. им. Ленина, Инст. Агропочвоведения. Сельколхозгиз, Москва-Ленинград, 1931.— 58. Новопокровский И. Результаты геоботанического обследования района канала Октябрьской революции и Прикаспийской низменности. Изв. Бот. сада Акад. Наук СССР, т. XXX, вып. 1—2, 1932. — 59. Овчинников П. Очерк растительности поймы р. Волхова от д. Завижье до с. Пчевы. Материал. по исслед. р. Волхова и его бассейна, вып. IX, Ленинград, 1926. — 60. Оношко Б. Культура болот с основами болотоведения. Болотоведение, вып. 1. Москва-Ленинград, 1931. — 61. Оппоков Е. Некоторые сведения о болотах—торфяниках Черниговской губ. Труды совещания по торфу и бурому углю, ч. 2. Киев, 1917. — 62. Osvald H. Die Hochmoortypen Europas, 1925. — 63. Пачоский И. Описание растительности Херсонской губ. I. Леса. Херсон, 1915.—64. Пачоский. И. Описание растительности Херсонской губ. II Степи. Херсон, 1917.—65. Пачоский И.Описание растительности Херсонской губ. Вып. III. Плавни, пески, солончаки. Херсон, 1927. — 66. Pohle R. „Pflanzengeographische Studien über die Halbinsel Kanin und das angrenzende Waldgebiet. Тр. Имп. СПб. бот. сада, т. XXI, вып. 1, 1903. — 67. Полянская О. Растительность Белоруссии. Природа, № 11, 1929. — 68. Прасолов Л. Почвенная карта европейской части СССР. Природа, № 9, 1927.—69. Прасолов Л. Почвенная карта европейской части СССР. Приложение к карте. Ленинград, 1930. — 70. Работнов Т. О болотах Калужской губ., Торфян. дело, № 1, 1929 (а). — 71. Работнов Т. Болота б. Никольского у. Северодвинской области. Изв. Гос. Лугового инст., № 4, 5, 6. Москва, 1929 (в). — 72. Работнов Т. О болотах Архангельской губ. Торфян. дело, № 5, 1930. — 73. Ракочи А. О растительности некоторых болот Черниговской губ. Записки Киевск. о-ва естествоиспыт., т. XVI, вып. 2, 1900. — 74. Ралль Ю. М. Современные Волжско-Уральские пески. Природа, № 11, 1933. — 75. Рожанец М. и Рожанец-Кучеровская С. Почвы и растительность Оренбургской губ. Оренбург, 1929. — 76. Рожанец-Кучеровская С. Е. Растительность района Оренбургской с.-х. опытной станции. Труды Оренбургск. почв. бот. бюро и с.-х. опытной станции, вып. IV, Ленинград, 1929. — 77. Рыкевич М. Болото при с. Озерецком Московского у., его происхождение и развитие. Труды Гос. Лугового инст., вып. V, 1928. — 78. Савич Н. Данные геоботанических исследований в Раненбургском у. Рязанской губ., 1926. Труды о-ва исслед. Рязанск. края, вып. XIV, Рязань, 1928. — 79. Самбук Ф. Методика маршрутных исследований тундровых пастбищ. Изд. Акад. Наук СССР, Ленинград, 1931 (а). — 80. Самбук Ф. Геоботаническая характеристика зимних оленьих пастбищ у устья р. Печоры. Оленьи пастбища Северного края. Архангельск, 1931 (в). — 81. Самбук Ф. Печорские леса. Труды Бот. Музея Акад. Наук СССР, вып. XXIV. Ленинград, 1932.— 82. Самбук Ф. Пастбищные угодья первого ненецкого оленеводческого колхоза. Оленьи пастбища Северного края. Ленинград, 1933. — 83. Смирнова З. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области. Труды Петергофск. естеств.-научн. инст., № 5, 1928. — 84. Соколова Л. Архангельско-Плесецкий отряд Экспедиции Академии Наук 1932 г. Ленинград, 1933. — 85. Спрыгин И. Ботанико-географическое описание и естественные районы Пензенской губ., Обозрен. с.-х. Пензенской губ. и основные направления его восстановления. Ч. 1, 1922. — 86. Спрыгин Н. Растительный покров Средневолжского края. Госиздат, Самара-Москва, 1931. — 87. Сукачев В. О болотной и меловой растительности юго-восточной части Курской губ. Труды о-ва испытат. при Харьковском универс., т. XXXVII, 1902. — 88. Сукачев В. Ботанико-географические исследования в Грайворонском и Обоянском у. Курской губ. Труды о-ва испыт. при Харьк. универс., т. XXXVII, 1902. —

89. Сукачев В. Лесные формации и их взаимоотношения в Брянских лесах. Труды по лесн. опытн. делу в России, вып. IX, Спб. 1908. — 90. Танфильев Г. Пределы лесов в полярной России по исследованиям в тундре Тиманских самоедов. Одесса, 1911. — 91. Тюремнов С. Болота Белорусской республики. Торфян. дело, № 1, 1931. — 92. Уранов А. Растительность Лысковского у. Предварительный отчет о работах Нижегородской геоботанической экспедиции в 1927 г. Производительные силы Нижегородской губ., вып. 9, 1928.—93. Флеров А. Типы растительности дельты и низовьев р. Кубани и р. Анапки. Труды Сев.-Кавк. асс. научно-иссл. институтов, № 83. Ростов/Дону, 1930.—94. Фокин А. Три года работы геоботанического отряда Вятской почвенной экспедиции. Вятка, 1930. — 95. Хаустов А. Геоморфологические наблюдения в Егорьевском у. Московской губ. Землеведение, т. XXXIII, вып. 3—4, 1931. — 96. Цинзерлинг Ю. Очерк растительности болот по среднему течению реки Печоры. Изв. Главн. бот. сада СССР, т. XXVIII, вып. 1—2, 1929.—97. Цинзерлинг Ю. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Ленинград, 1934. — 98. Яната А. Флора степи Мелитопольского и юго-восточной части Днепровского у. Таврической губ. Труды Естеств.-историч. музея Таврическ. губернск. земства, т. 11, 1913. — 99. Самбук Ф. и Дедов А. Подзоны приnечорских тундр. Тр. Бот. инст. Акад. Наук СССР, сер. 111, вып. 1. 1934. — 100. Шенников А. Геоботанические районы Северного края и их значение в развитии производительных сил. Материалы второй конференции по изучению производительных сил Северного края, т. 2. Растительный мир и почвы. Архангельск. 1933.

Приложение

(Текст к таблице на стр. 338.)

1-я и 3-я графы таблицы составлены на основании критического сопоставления данных Б. Оношко (1931), К. Еремеевой (объекты водных земельных мелиораций. Из работ экономического бюро ГИСХМ, Москва 1928), данных сектора земельных фондов НКЗ СССР на 15/VI 1931, Д. Герасимова (1932), ряда картографических и других литературных материалов.

4-я и 6-я графы составлены на основании данных НКЗ (1932 и 1933), данных Клопотова и Курдюмова (1927) и некоторых других источников.

Из таблицы видно закономерное изменение торфяно-болотных элементов по болотным зонам. Ряд элементов и признаков постепенно нарастает с севера на юг и достигает максимума в зоне олиготрофных грядово-можечинных торфяников или вообще в средине таблицы, после чего начинает постепенно падать, сходя на-нет в самой южной восьмой зоне. Подобным образом ведут себя следующие признаки: процент площади торфяников к общей площади болот (графа 3), средняя мощность торфа (4), интенсивность торфонакопления в современный период (5), размер средней площади торфяника (6), отношение площади олиготрофных болот к площади эвтрофных болот (8), роль сфагнов в растительности и торфе (9). Все эти признаки дают свой минимум в самой северной (I) и в самой южной (VIII) зонах и максимум в V зоне. Следовательно климатические условия здесь в настоящее время и также в общем за вторую половину послеледникового периода были оптимальными для торфонакопления, для развития сфагновых мхов и олиготрофной растительности. Рост торфяников в высоту преобладал здесь над разрастанием их вширь и вообще над поверхностным заболачиванием; отсюда вытекает максимальная величина отношения площади торфяников к площади болот (графа 3). Как к северу, так и к югу от V зоны климатические отношения удаляются от своего оптимума — поэтому падает торфонакопление и другие связанные с этим признаком моменты. Средняя заболоченность (1 графа) в общем непрерывно нарастает, начиная с VIII зоны

к трем северным зонам. Это связано с постепенным нарастанием с юга на север климатического коэфициента Д. Оношко (1931), т. е. превышением количества выпадающих осадков над испаряющимися, а в северных зонах, кроме того, с появлением вечной мерзлоты, стимулирующей заболачивание. Меняется в широтном направлении и характер заболоченных пространств (со слоем торфа менее 0,5 м), на севере среди них безусловно господствуют заболоченные земли (т. е. минеральные почвы). Это будут в двух северных зонах главным образом заболоченные тундры, в III, V и VI зонах заболоченные леса, частью луга. В VII зоне крупную роль начинают играть заболоченные воды (заросли прибрежноводных растений тростников и др. в водоемах частью с лимническим торфонакоплением). В VIII зоне заболоченные водоемы и засоленные болота (солончаковые и солончаковатые площади) совершенно вытесняют северные заболоченные земли. В VII графе интересно отметить преобладание чистых эвтрофных болотных и торфяных массивов в самой северной (I) и в южных (VII и VIII) зонах. В V и VI зонах торфяные массивы с резким преобладанием или олиготрофной или эвтрофной растительности чаще, чем смешанные. Для этих двух зон особенно характерны торфяные олиготрофные массивы с кольцевым расположением зон и более или менее узким периферическим кольцом эвтрофной растительности. Причина кольцевого расположения та, что торфяник в процессе роста сам вырабатывает свой рельеф, выпуклый в центре и падающий к периферии, и водный режим. Эти факторы и объясняют это кольцевое распределение растительности. Для II и III зон характерны массивы с более или менее беспорядочным чередованием олиго- мезо- и эвтрофных участков, чередующихся между собой или на значительных площадях, или образующих мелкомозаичный комплекс.

(*Продолжение в следующем номере.*)

ТОМ 21 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1936 № 3
TOME 21 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1936 № 3

В. Г. АЛЕКСАНДРОВ

Камбий и происходящие из него ткани

С 10 рисунками

(Получено 20/XII 1935)

(Критический обзор работ Бейли из цикла его исследований над строением древесины и деятельностью камбия; Irving W. Bailey. The cambium and ite derivative tissues.)

Камбий представляет собой наиболее значительную и своеобразную меристематическую ткань высшего сосудистого растения. Кто не задумывался над сущностью, строением и особенностями работы этой интереснейшей меристемы! Как начинающий студент-естественник, так и опытный исследователь, невольно останавливает свое внимание на камбии, если камбий случайно или в процессе исследовательской работы или в порядке учебы попадает в сферу мышления. Однако, несмотря на то, что ряд крупных умов естествознания занимался исследованием проблемы о камбии, мы до сих пор еще очень мало знаем о нем. Особенно неясно для нас, почему камбий у некоторых растений бывает способен откладывать одновременно очень разнообразные элементы ксилемы и флоэмы, в особенности — ксилемы. У других растений, например — у хвойных, камбий образует и в сторону флоэмы и в сторону ксилемы анатомические элементы в достаточной мере однообразные. Несколько более выясненной казалась сама структура камбиальной ткани. Однако, если вспомнить известную полемику, возглавляемую с одной стороны Санио (Sanio), а с другой, Гартигом (Hartig), о том, однорядна или многорядна ткань камбия, то станет очевидно ясно, что и на этом фронте не все спокойно и ясно. Этот спор и до сих пор нельзя считать совершенно определенно и бесповоротно решенным в какую-либо одну сторону. Одни полагают, что собственно камбием можно назвать лишь слой меристематических клеток с совершенно еще недиференцированной структурой оболочки. Таких слоев бывает обычно только один. Другие считают, что к камбию следует отнести также анатомические элементы с начинающейся диференциацией структуры оболочки, направленные в стороны флоэмы п ксилемы. Таких слоев, конечно, должно быть несколько. На иервый взгляд положеиия сторонников теории об однослойности камбия кажутся как будто бы наиболее логичными. Но по общепринятому толкованию камбий представляет собой вторичную меристему, возникшую из более первичной, из прокамбия. Следовательно наименее диференцированный слой клеток зоны камбия, согласно суждению о вторичном происхождении камбия, по существу может быть отнесен к остаткам прокамбия.

Вопрос о разрастании камбиальной зоны в тангентальном направлении, в связи с увеличением толщины стебля, вопрос, разработка которого начата обстоятельными исследованиями Негели (Nägeli), тоже нельзя признать разрешенным во всех отношениях. Образование характерных для камбиальных клеток косых иерегородок, случай существования так называемого скользящего роста, интенсивность и выявление этого роста, еще не разработаны во всех деталях, не популяризированы, не внедрены еще в учебники. Далеко еще не стало общим достоянием и знание деталей деления ядер в камбиальных клетках и состояние камбия в весенне-летний период интенсивной деятельности и в осенне-зимний период покоя.

Несомненно, нопытка представить себе сущность камбия вызывает целый поток различных вопросов, без разрешения которых понять в полной мере, что такое камбий, довольно трудно.

Поэтому следует с особой признательностью отнестись к настойчивым и планомерным исследованиям американского ученого Бейли который, начиная с 1913 г. и по сие времн, т. е. в течение уже 22 лет, продолжает обстоятельное изучение морфологии камбиальных клеток и строения элементов происходящих из него тканей, в особенности ксилемы. Работы Бейли внесли немало ценных сведений о камбин. В этой области его смело можно считать крупнейшим знатоком. Поэтому мы позволяем себе произвести обзор работ Бейли, касающихся камбия и результатов его деятельности, тем более, что в своих исследованиях нам нередко приходилось пользоваться интереснейшими работами проф. Бейли и не раз цитировать его.

Проф. Бейли выделяется не только своими исследованиями по камбию и его производным, но также по выяснению соотношения между филогенией и структурой растений, биологией и строением древесных форм и пр.

Благодаря любезности проф. Бейли, присылавшего нам, в порядке обмена, в течение ряда лет оттиски почти всех его работ, мы имели возможность использовать работы, напечатанные в трудно доступных по своей малой распространенности у нас в Союзе журналах и хотя бы вкратце познакомить с ними наших научных работнуков, интересующихся вопросами, затрагиваемыми исследованиями проф. Бейли.

Проф. Бейли начал свои исследования с хвойных растений. Стебли хвойных характерны определенно выраженной однородностью строения. Работы Бейли почти исключительно направлены в область выяснения работы камбия при образовании анатомических элементов древесины.

Первые две работы Бейли, 1913 и 1914 гг., начаты в связи с узко практическими задачами разработки методов пропитывания древесины различными веществами, предохраняющими ее от гниения при применении древесины в различного рода сооружениях. Обе работы были выполнены в Лаборатории технологии древесины Гарвардской школы леснничх. Работа 1913 г. содержит материалы для критической оценки значения и применимости некоторых теорий, касающихся проникновения газов и пропитывающих антисептических жидкостей в высохшую древесину. Дело в том, что при обработке древесины различными пропитывающими веществами технике приходится сталкиваться с рядом трудно объяснимых препятствий, мешающих в той или другой мере полноте и эффективности пропитывания. Древесина пред-

ставляет собой высоко специализированную ткань, предназначенную в растении для выполнения определенных функций. Поэтому без понимания физиологии и анатомии древесины нельзя с достаточной удовлетворительностью использовать и ее технические свойства.

В небольшом исследовании Бейли путем анатомического анализа проверяет, насколько господствующие среди технических работников Америки по пропитыванию древесных материалов противогнилостными средствами взгляды соответствуют состоянию структурных элементов подвергаемой обработке древесины. Согласно гипотезе Тимана (Tiemann), древесина может быть сделана проницаемой для различных антисептических жидкостей лишь при образовании в оболочках клеток различно расположенных трещин. Эти трещины образуются вследствие высушивания древесины, чаще всего в оболочках клеток они бывают расположены по спиралям. Бейли показал, что в древесине хвойных, в образцах, подготовленных для технического использования, трещины в оболочках не так часты, их количество не превосходит 10% исследованного обширного материала. Трещин в тонких оболочках весенней древесины вообще не образуется, они существуют только в толстых оболочках анатомических элементов летней или осенней древесины. При этом трещины распространяются исключительно по толще вторичного и третичного слоев утолщений, совершенно не захватывая наружного первичного слоя. Следовательно проникновение в высушенную древесную ткань хвойных различных газов и жидкостей обусловлено или проницаемостью по отношению к ним первичного слоя утолщений клеточной оболочки или же существованием каких-либо особых путей для этого.

В статье второй, относящейся к тому же 1913 г., Бейли опубликовал результаты своего исследования над окаймленными порами древесины ряда хвойных. Путем продавливания через отдельные куски древесины в свежем и высушенном состоянии туши и некоторых других веществ, а также изучением тонких микроскопических срезов, соответствующим образом окрашенных, Бейли удалось убедиться, что тонкая перепонка окаймленной поры, окружающая торус, не сплошная, а пронизана сетью тончайших отверстий и коротких канальцев (рис. 1). Через эти-то отверстия и канальцы и могут проходить и газы и жидкости, если перепонка окаймленной поры не повреждена операциями высушивания древесины.

Таким образом, в связи с чисто практическими промышленного характера задачами, Бейли обнаружил с особой определенностью факт большого теоретического значения о деталях строения окаймленной поры у хвойных. Некоторые намеки на перфорацию оболочек в местах, занимаемых порами, были сделаны и до исследования Бейли. Он на эти факты и указывает в списке литературы. Но заслуга Бейли состоит в том, что он с большой тщательностью провел свое исследование, подкрепив микроскопические наблюдения специально поставленными экспериментами.

Впоследствии Бейли не раз обращается к рассмотрению строения окаймленных пор, в особенности у хвойных, стремясь внедрить правильные представления об этом образовании среди специалистов техники (1915) или применить понимание деталей строения окаймленных пор к более рациональному объяснению подъема жидкостей по растению (1916). В 1919 г. Бейли опубликовал тщательно выполненное исследование относительно строения, развития и распределения так называемых „полос Санио (Rims or Bars of Sanio)“. „Полосы Санио“ особенно хорошо выражены в трахеидах хвойных,

обязательно располагаясь около окаймленных пор в виде своеобразных утолщений, наподобие продолговатых тонких, часто дугообразно изогнутых валиков, ограниченных в своем распространении областью окаймленных пор. Согласно данным одних исследователей, утолщения, образующие „полосы Санио", состоят из целлюлозы, согласно другим — они пектиновые, являясь выступами серединной пластинки. С фактами присутствия или отсутствия „полос Санио" сочетают определенные филогенетические соотношения. Однако Бейли, разбирая встречаемость „полос Санио" среди различных представителей древесных

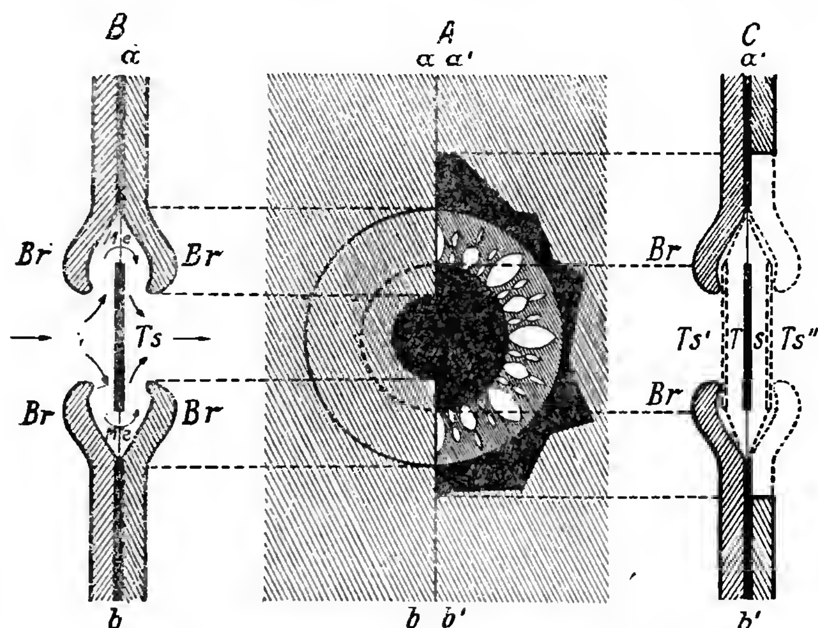


Рис. 1. Строение окаймленной поры хвойного. *A*—участок радиальной стенки трахеиды, показывающий окаймленную пору с поверхности. Слева часть черно окрашенного торуса видна через отверстие нависающей вторичной оболочки. Справа часть нависающей оболочки удалена, обнажая и торус и продырявленную перепонку. *B*—разрез окаймленной поры. *C*—разрез поры с торусом, действующим как клапан.

растений, призывает прежде всего к внимательному изучению структуры методом сравнительной анатомии и к осторожности в обобщениях и заключениях по поводу филогенетических соотношений.

Изучая строение древесины хвойных и знакомясь с литературой, Бейли обратил особое внимание на результаты количественно-анатомических исследований Санио над трахеидами обыкновенной сосны (*Pinus silvestris*). Путем многочисленных измерений длины трахеид в различных частях сосны и сопоставления результата в этих измерений (1872) Санио установил ряд закономерностей в распределении трахеид, в зависимости от относительной длины их, по основному стеблю, веткам и корням.

В стебле и ветках трахеиды распределены согласно следующим, установленным Санио, законам, в трактовке их Бейли (1915):

1. В стебле и ветках трахеиды всюду увеличиваются в размерах извнутри кнаружи, на протяжении некоторого количества годичных

колец, достигая конечного размера, который остается постоянным в следующих годичных кольцах.

2. Постоянный конечный размер трахеид в стебле изменяется таким образом, что длина трахеид постоянно увеличивается снизу вверх, достигая максимума на некоторой высоте, и затем уменьшаясь по направлению к вершине.

3. Конечный размер трахеид в ветках достигает меньшей величины, чем в стебле, но находится в зависимости от длины трахеид в стебле. Те ветки, которые отходят от стебля на том уровне, где трахеиды длиннее, имеют и более длинные трахеиды, чем ветки, отходящие от уровня стебля с более короткими трахеидами.

Придавая большое значение закономерностям, подмеченным Санио, для понимания сущности соотношений в построении древесины деревьев и связанных с этим технических свойств древесины, Бейли предпринял серию исследований для проверки и подтверждения фактов, установленных наблюдениями Санио.

В первой статье по этому вопросу, опубликованной в 1914 г., Бейли сообщает о результатах измерений, произведенных над стволами *Pinus strobus, P. palustris, Abies concolor, Picea rubens* и *Tsuga canadensis*. Для производства измерений были выбраны вполне взрослые деревья, имеющие от 50 до 230 годичных колец. Сопоставление результатов измерений привело Бейли к ряду заключений, несколько расходящихся с положениями, установленными Санио. Результаты своих сопоставлений размеров трахеид в различных участках ствола дерева Бейли осветил несколько иначе и более широко.

1. В разделе, суммирующем влияние возраста на длину трахеид, Бейли сообщает, что в исследуемых деревьях не найдено было постоянного максимума, и первое положение Санио не может иметь общего применения к хвойным. Длина трахеид или волокон (fibers) увеличивается быстро в каждом из исследованных видов деревьев в течение периода от 25 до 60 лет. В конце отмечаемого периода происходит заметное понижение длины трахеид, продолжающееся десятилетие или больше. Затем трахеиды снова увеличиваются в длине.

2. В отношении положения трахеид по вертикальной оси второе положение Санио в общем подтверждается. При этом в добавление к Санио Бейли указывает, что наибольшая длина трахеид встречается выше от основания стебля, чем указывает Санио, в годичных кольцах, расположенных ближе к коре.

3. Средние для длины волокнистых анатомических элементов различных видов древесных растений, ценных с технической точки зрения, публикуемые от времени до времени, являются основой для установления степени экономической важности той или другой породы. Но длина волокнистых элементов варьирует до известной степени в различных районах растения. Поэтому среднее для длины этих элементов, определенное по одному из районов дерева, не характеризует длины элементов всего вида. Однако для бумажной промышленности очень важно иметь истинное представление о длине древесного волокна.

Наряду с соображениями практического характера Бейли не выпускает из вида и проблем чисто биологического значения, ассоциирующих с полученными результатами. Он как бы спрашивает себя: соответствует ли быстрое увеличение длины трахеид в тот или другой период жизни дерева периоду быстрого роста его в длину? Являются ли первые признаки уменьшения длины волокнистых анатомических элементов сочетанными с замедлением роста дерева в высоту? Продолжается ли постепенное увеличение длины трахеид, конечно, с раз-

личными колебаниями до тех пор, пока дерево не достигнет своей зрелости? Будет ли уменьшаться длина трахеид с наступлением тех нарушений в жизни дерева, которые сопряжены с периодом старения его?

Все эти вопросы несомненно имеют немалое значение, и разрешение их должно значительно обогатить наши знания о связи между структурой и жизнью древесного растения.

Во второй работе из той же серии, напечатанной в 1916 г., Бейли опубликовывает результаты своих исследований, произведенных уже не с хвойными, а с представителем двудольных, с *Carya ovata* (Mill.) K. Koch, растением из семейства *Juglandaceae*, дающим очень ценную древесину (Hickory).

Обобщая цифровой материал по *Carya ovata*, Бейли показывает, что и у этого растения длина волокнистых анатомических элементов древесины сначала увеличивается быстро в течение некоторого количества лет (20—25), но и в последующие годы не остается постоянной, подчиняясь правильным циклическим вариациям, как это происходит у хвойных. Однако увеличение длины в первый период и самый достигаемый максимум длины, а также размах циклических вариаций длины, заметно меньше, чем у хвойных. Длина члеников сосудов увеличивается быстро в течение относительно короткого времени, оставаясь затем почти постоянной в течение дальнейших стадий развития дерева.

Итак в развитии стебля хвойных и некоторых многолетних двудольных существует период, в ранней стадии истории жизни растения, в течение которого элементы древесины увеличиваются сравнительно быстро в размерах. Продолжительность этого периода и ход разрастания анатомических элементов древесины за это время более или менее сильно варьируют у различных групп растений, среди различных представителей одного и того же вида и на различной высоте стебля одного и того же индивидуума. Различные типы анатомических элементов древесины, как-то: трахеиды, волокна либриформа и отдельные членики сосудов, ведут себя по-разному.

Исследование, произведенное Бейли совместно с Тюппером (Tupper and Bailey, 1916) над длиной элементов вторичной ксилемы значительного числа голосемянных и покрытосемянных, показали, что в зрелой древесине трахеиды голосемянных в среднем более, чем в два раза длиннее, чем разнообразные анатомические элементы вторичной ксилемы двудольных.

Ими же был установлен факт, что у некоторых примитивных типов древесных *Ranales* (*Tetracentron*, *Trochodendron* и *Drimys*, см. об этом статьи Thompson and Bailey, 1916 и 1918), не имеющих настоящих сосудов, т. е. по структуре древесины сходных с хвойными, размеры и общая изменчивость длины трахеид подчиняются тем же закономерностям, как и у хвойных.

В общем у всех древесных растений размеры анатомических элементов ксилемы в каждом годичном кольце древесины непостоянны. Дабы получить удовлетворительные показатели для оценки и характеристики различных образцов древесины, исследователь должен изучить достаточный материал по каждому виду. Только тогда можно установить границы варьирования размеров анатомических элементов и их диагностическое значение.

В 1918 г. Бейли, совместно с Тюппером, опубликовывает статью, подводящую итоги количественно-анатомическим исследованиям над элементами ксилемы. Работа развертывает широкую кар-

тину сопоставлений особенностей строения вторичной кислемы сосудистых тайнобрачных, голосемянных и покрытосемянных. В связи с этим исследователи затрагивают общебиологическую проблему о соотношении между величиной клетки и величиной тела организма в растительном царстве, приводя довольно большую литературу по этому вопросу.

Критически разбирая материал, пригодный для решения общебиологических проблем и в особенности для установления закономерностей между размерами клетки и величиной организма, Бейли и Тюппер находят, что вторичная ксилема древесных растений является наиболее подходящим объектом для такого рода исследований.

1. Вторичная ксилема достигает своего онтимума развития в деревьях, лианах и больших кустарниках. Древесина этих форм растений, с долгим репродуктивным циклом, наиболее удобна для широких сравнительно-анатомических исследований.

2. Весьма вероятно, что размеры высоко диференцированных водоносных клеток вторичной ксилемы (сосудов) могут заметно вариировать в ответ на воздействия физиологических и экологических факторов.

Авторы приводят большую таблицу цифрового материала, результатов измерений, расположенную на 8 страницах, относящуюся к голосемянным, и еще большую, на 18 страницах, относящуюся к покрытосемянным—двудольным растениям.

Такой обширно проработанный материал дал возможность сделать ряд существенных выводов, из которых наиболее интересные с нашей точки зрения будут следующие.

1. Существует заметный контраст в длине между наиболее центрально расположенными, в первую очередь образовавшимися, и последующими по времени возникновения, водоносными (trachеary) элементами вторичной ксилемы.

2. Членики сосудов двудольных короче, чем окружающие их другие сосудистые элементы вторичной ксилемы (трахеиды).

3. Хотя трахеиды голосемянных, исключительно сильно вариирующие по длине, в среднем заметно длиннее эквивалентных анатомических элементов двудольных (трахеид), такой контраст в размерах является менее выраженным по отношению к трахеидам первого периода возникновения, т. е. образовавшимися в первую очередь.

4. У двудольных волокноподобные трахеидные элементы имеют тенденцию к укорачиванию, идущему параллельно с уменьшением длины члеников сосудов.

Так как длина трахеидного анатомического элемента вторичной ксилемы зависит от: 1) длины камбиальной материнской клетки, создающей трахеиду, и 2) степени удлинения этой клетки, происходящего при диференциации из нее трахеидного элемента, — то детальное изучение состояния камбиальных клеток и процесса превращения их в клетки постоянной ткани древесины представляется настоятельно необходимым.

Следовательно изучение длины анатомических элементов вторичной ксилемы различных древесных пород привело Бейли к убеждению о необходимости изучения строения и деятельности камбиальных клеток.

Следующий период научно-исследовательской работы Бейли характеризуется появлением серии статей, посвященных камбию. Исследования по камбию, по справедливости, могут быть причислены к центральным по своему значению и по ряду интересных цитологических фактов, которые удалось Бейли обнаружить.

Рис. 2. Деление камбиальной клетки в тангентальной плоскости.

A—камбиальная клетка изображена в продольно-радиальном положении. Видно косое положение кариокинетической фигуры.

B — то же самое. Образовались дочерние ядра и идет формирование клеточной пластинки.

C—такая же клетка, но изображенная в продольно-тангентальном положении.

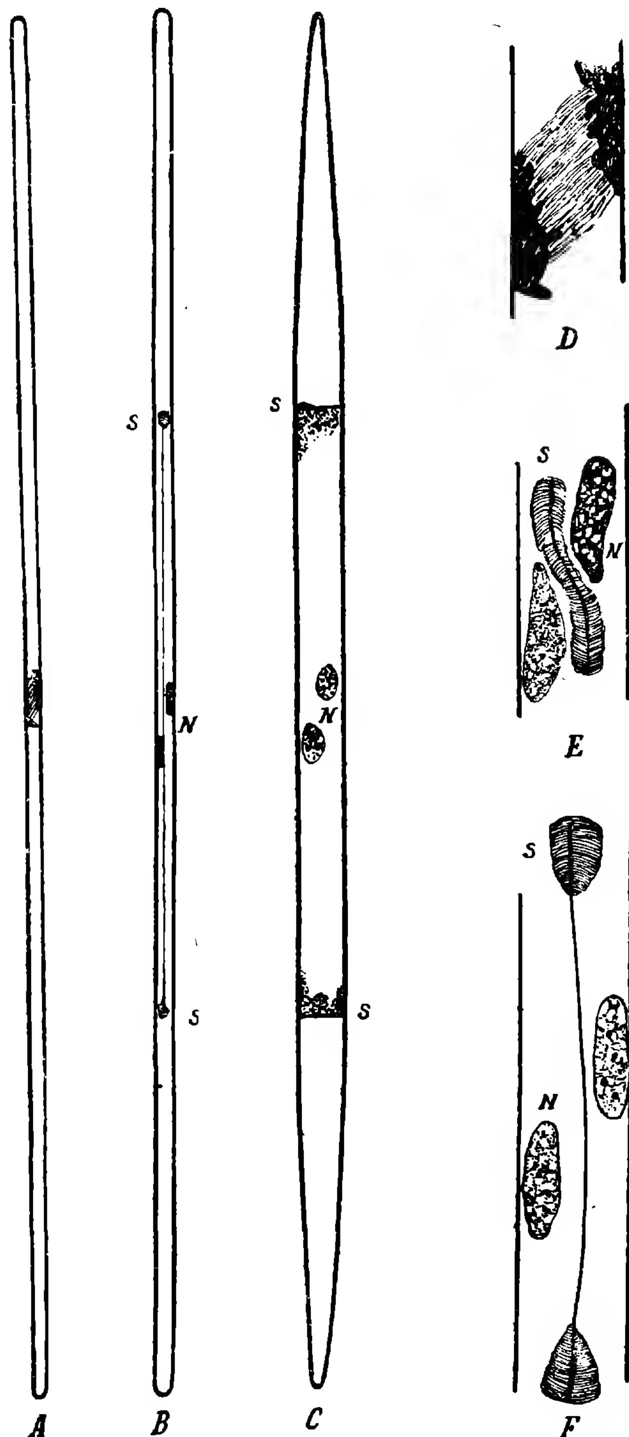
D — сильное увеличение кариокинетической фигуры, видимой в А.

E—центральная часть камбиальной клетки в продольно-радиальном положении; начало образования клеточной пластинки.

F—дальнейшая стадия образования клеточной пластинки.

N—дочернее ядро.

S—скопления киноплазмических волокон, киноплазмосом.



Первая статья „камбиальной“ серии (1919) сообщает о результатах наблюдения над делением клеток в камбии древесных голосемянных и выясняет цитологическое значение этого деления.

И изучение литературы и беседы с видными специалистами по цитологии показали, что удовлетворительного описания явлений, развертывающихся при делении камбиальных клеток, не имеется. Пришлось организовать самому гистологические и цитологические исследования над этой важной тканью.

В течение 1917—1918 гг. были собраны образцы камбия *Pinus strobus* L. от деревьев различного возраста и различных мест обитания. Сбор материала производился с короткими интервалами в течение сезона наиболее интенсивной вегетации, с апреля по сентябрь. Сообщение, опубликованное в 1919 г.,— предварительное. Выводы, однако, хотя и не достаточно полны, но достаточно интересны.

Камбий, представляя по существу своему тип недиференцированной эмбриональной ткани, состоит из клеток весьма значительно вытянутых. Например у *Pinus strobus* L., как и у других древесных голосемянных, длина начальных клеток камбия вообще в сто или в несколько сот раз превосходит их ширину (радиальный диаметр). Каждая камбиальная клетка содержит лишь одно ядро, расположенное центрально и таким образом, что длинная ось ядра приблизительно параллельна длинной оси клетки.

Во время митоза полярная ось каждой фигуры деления (профаза, метафаза и ранняя телофаза) в большинстве случаев не располагается под прямым углом к длинной оси клетки. Что этот факт не является следствием каких-то воздействий (артефакт), подтверждается ассимметричным развитием всей фигуры митоза (рис. 2, *D* и *E*). Обычно полагают [Гизенгаген (Gisenhagen)], что в камбии кариокинетические фигуры располагаются своими полярными осями перпендикулярно, а экваториальными плоскостями параллельно длинной оси клеток.

Образование клеточной пластинки, исходя от наклонно-расположенного веретена, весьма своеобразно. Веретено сильно расширяется по бокам вследствие прибавления волокон, возникающих по периферии, и постепенно принимает изогнутую форму (*E* на рис. 2). По мере того, как периферические волокна постепенно накопляются и примыкают к веретену, остатки центрально расположенных волокон исчезают вдоль по клеточной пластинке, оставляя два раздельных скопления волокон, соединенных между собой в первую очередь образовавшимся участком клеточной пластинки (*F* на рис. 2). Такие скопления киноплазматических волокон, которые могут быть названы киноплазмосомами, имеют очень характерную форму и структуру. Они распространяются поперек клетки, под прямым углом к длинной оси последней, от одной радиальной стенки к другой (*C* на рис. 2), и располагаются в центре протопласта, просекая его посредине в тангентальной плоскости. В разрезе киноплазмосомы имеют клинообразные очертания, будучи тупо выпуклыми снаружи и заостренными с тыловой стороны, обращенной к клеточной пластинке (*F* на рис. 2). Киноплазмосомы во время процесса деления клетки движутся в противоположных направлениях, каждая к своему концу клетки. По мере продвижения киноплазмосом и клеточная пластинка нарастает до тех пор, пока не достигнет того и другого конца клетки, разделяя протопласт на две равные части, из которых каждая содержит по одному дочернему ядру. Оба ядра остаются в центре своей клетки во все время процесса образования клеточной пластинки. Автору не удалось обнаружить видимой

связи между дочерними ядрами и киноплазмосомами или образующимися их волокнами. Исключая переход начальной стадии образования клеточной пластинки, дочерние ядра в дальнейшем находятся в полупокоящемся состоянии, снабжены хорошо выраженной ядерной оболочкой и содержат многочисленные ядрышки. Нередко расстояние, проходимое киноплазмосомами от центрально расположенных дочерних ядер до концов протопласта, может быть от одного до нескольких миллиметров.

Описанный Бейли новый тип клеточного деления, в котором процесс образования клеточной пластинки так распространенно выражен в отношении времени и в отношении пространства и так характерно выделяется от обычного типа кариокинеза, обращает на себя особое внимание.

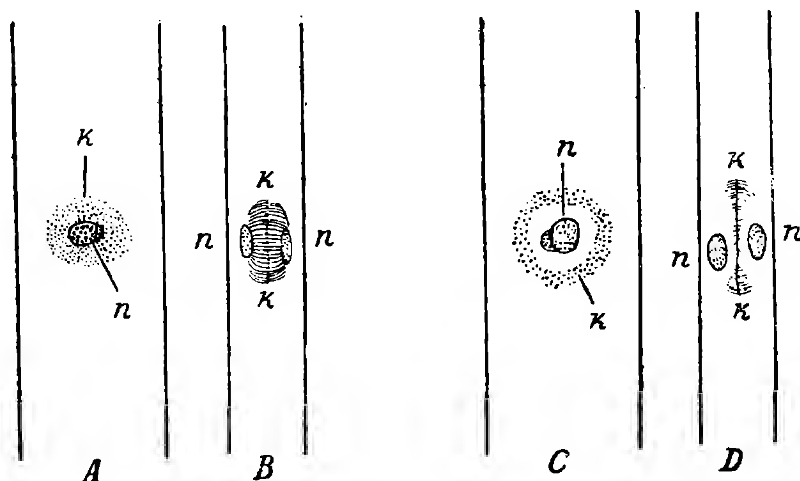


Рис. 3. Деление камбиальной клетки в тангентальной плоскости. *A*—стадия диска в образовании клеточной пластинки. Продольно-тангентальное положение. *B*—продольно-радиальное положение. *C*—стадия сияния (halo) в образовании клеточной пластинки. Продольно-тангентальное положение. *D*—продольно-радиальное положение.

Таким путем камбиальная клетка делится в тангентальной плоскости, т. е. параллельно поверхности стебля, увеличивая число радиальных рядов анатомических элементов вторичной ксилемы и вторичной флоэмы и обусловливая этим рост стебля в толщину.

Бейли не ограничился изучением строения и деления в тангентальной плоскости камбиальных клеток только хвойных. В статье, опубликованной в 1920 г., Бейли сообщает результаты своих исследований над процессом деления камбиальных клеток стебля *Robinia pseudo-acacia* L. как пример многочисленных изученных им представителей древесных двудольных.

Исследование дало возможность сделать следующие заключения.

Хотя начальные камбиальные клетки в зрелом стебле покрытосемянных в среднем значительно короче камбиальных клеток голосемянных, но основные черты цитокинеза одинаковы у обоих классов растений. Различия в длине действительно значительные. Так, среднее длины начальных камбиальных клеток, вычисленное на основании измерений у 152 стеблей различных голосемянных, равно 3400 μ, а двудольных (275 стеблей)—600 μ.

В камбиальных начальных клетках той и другой групп древесных растений в каждой клетке содержится по одному ядру, расположенному в центре клетки и митотически делящемуся. Веретено деления обладает способностью расширяться по бокам путем прибавления периферических волоконец и постепенно принимает форму диска (рис. 3, *A* и *B*). По мере того как периферические волоконца понемногу увеличиваются в числе, первичные, центрально расположенные волоконца параллельно исчезают из области новообразующейся клеточной пластинки (*D* рис. 3). В результате создается кольцеобразное скопление киноплазматических волоконец, которое на тангентальном продольном разрезе камбиальной клетки имеет вид как бы сияния (halo) вокруг дочерних ядер (*C* на рис. 3). Кольцо все увеличивается в своей окружности до тех пор, пока не коснется радиальных стенок клетки. Тогда оио сплющивается с обеих сторон, при этом волоконца, непосредственно примыкающие к каждой из продольных стенок клетки, начинают постепенно исчезать (*E* и *F* на рис. 4). В результате остается два раздельных скопления киноплазматических волоконец, соединяющихся с клеточной пластинкой (*G* и *H* на рис. 4). Создаются киноплазмосомы, вполне сходные с киноплазмосомами, образующимися в камбиальных клетках хвойных при их делении (рис. 2). Движение киноплазмосом к полюсам клетки происходит обычно с одинаковой скоростью как к верхнему, так и к нижнему концу. Ядра, как и у хвойных, все время сохраняют центральное положение в делящейся клетке. Никакой связи при помощи волоконец между дочерними ядрами и киноплазмосомами заметить не удастся. В общем тип кариокинетического процесса в камбиальных клетках голосемянных и покрытосемянных одинаков.

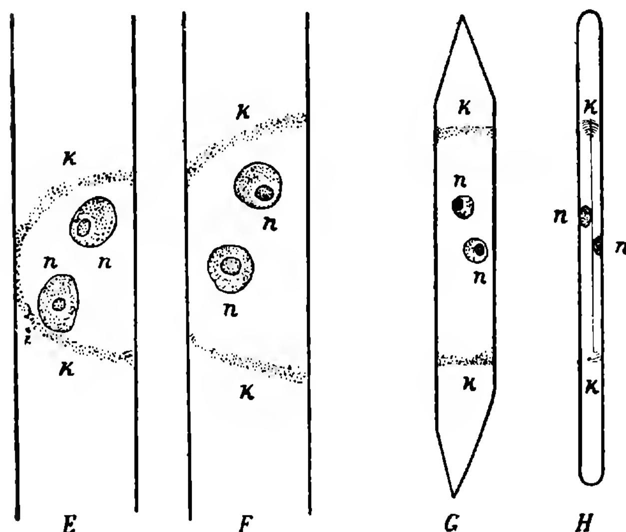


Рис. 4. Деление камбиальной клетки в тангентальиой плоскости. *E*—исчезновение части киноплазматического кольца. *F* — начало образования киноплазмосом. *G* — один из позднейших моментов стадии киноплазмосом. *H*—та же самая клетка в продольно радиальном положении; *n*—дочерние ядра, *k*—киноплазмосомы.

Обширные исследования Бейли над различными соматическими тканями показали, что описываемые им явления формирования киноплазмосом не ограничиваются только камбием, но встречаются и в других соматических клетках, если последние вытянуты или сплюснуты. Вообще же, конечно, и описанный Бейли тип деления камбиальных клеток в тангентальной плоскости их есть одна из фаз или стадий единого генерального или основного типа цитокинеза. Особая подчеркнутость некоторых деталей в процессе кариокинетических преобразований содержимого делящейся клетки обусловливается в значительной мере размерами клетки, направлением плоскости

деления ее, а также размерами и положением ядра. В очень мелких изодиаметрических клетках, имеющих большое центрально расположенное ядро, клеточная пластинка быстро разделяет стенки клетки без разрастания веретена деления по бокам, т. е. без образования добавочиых периферических волоконец. В более широких клетках окончательному распространению клеточной пластинки через всю полость делящейся клетки предшествует стадия образования особого сияния из волоконец веретена (halo), которое и достигает в первую очередь клеточных стенок. Лишь в вытявутых или сплюснутых клетках окончательное оформление клеточной пластинки сопряжено с образованием киноплазмосом в виде двух раздельных скоплений киноплазматических фибриллей.

Изучение камбия имеет немалое значение для понимания ряда вопросов, имеющих отношение к физиологии клетки вообще.

В одной из статей 1920 г. Бейли отчетливо намечает те проблемы из общей физиологии клетки, которые с гораздо большей широтой могут быть разрешены при внимательном сопоставлении всех явлений, происходящих в делящейся камбиальной клетке. Исключительно благоприятным объектом является камбий для исследования проблемы о действующей сфере ядра, ядерно-плазматическом отношении и динамики кариокинеза и цитокинеза.

Камбиальные клетки бывают двух определенно различных типов: 1) многочисленные, большие, значительно вытянутые параллельно длинной оси стебля или корня и 2) разбросанные скопления мелких более или менее изодиаметрических клеток, которые своим делением образуют горизонтальные слои радиально расноложенной паренхимы, так называемые сердцевинные лучи или, лучше, просто лучи. Основное деление обоих типов начальных камбиальных клеток должно быть периклинальным, т. е. иараллельным тангеису окружности стебля или корня. Следовательно длинные клетки при делении в тангентальной плоскости делятся по существу в плоскости максимальной площади, тогда как начальные клетки лучей получают при таком же, происходящем и тангентальной плоскости, делении перегородки, которые являются поверхностью минимальной площади.

Тангентальный диаметр камбиальных начальных клеток увеличивается до некоторого определенного размера в течение ранних стадий разрастанив стебля и корня в толщину. Но скоро такого увеличения камбиальных клеток в тангентальной плоскости становится недостаточно, чтобы компенсировать быстрое увеличение периферии камбия. Негели высказал предноложение, что вытянутые по длине камбиальные клетки могут периодически делиться в продольно-радиальной плоскости. Он даже выработал формулу для подсчета частоты повторяемости этого рода делений в течение периода данного увеличения радиуса стебля. Но, как часто это бывает с априорными математическими дедукциями в отношении сложвых биологических явлений, обобщение Негели находит мало подтверждений в действительных фактах. Хотя образование гипотетических продольно-радиальных перегородок оnисано и даже изображено в некоторых ботанических учебниках, Бейли, однако, не видел их ни разу при изучении строения камбия в различных состояниях его как у голосемянных, так и у двудольных. Клетки медленно удлиняются, скользя одна около другой, до тех пор пока не достигнут определенного размера. Затем они делятся при помощи образоиания более или менее косых поперечных перегородок на две более коротких половины, которые в свою очередь удлиняются и делятся. Таким образом уве-

личение зоны камбия по периферии прежде всего обусловливается не продольно-радиальным делением длинных камбиальных клеток, сопровождаемым тангентальным разрастанием продуктов этого деления, но образованием косых поперечных перегородок, за которым следует удлинение их или продольный „скользящий рост".

Само собой разумеется, что во время процесса удлинения, между последовательными только-что описанными „псевдопоперечными" делениями камбиальных клеток, они продолжают делиться в продольно-тангентальной плоскости.

Вследствие того, что поперечные начальные клетки камбия делятся и вытягиваются неодновременно и неодинаково, получаются значительные вариации в длине и следовательно в объеме между соседними анатомическими элементами, флоэмы и ксилемы, возникшими из камбия.

Разрастание клеток камбия происходит и по тангентальному диаметру их. Но у голосемянных длина камбиальных клеток так велика в отношении к их ширине, что объем таких клеток изменяется в тесной зависимости от изменения длины их. При нормальных условиях объем изодиаметрических по своему облику камбиальных клеток сердцевинных лучей в значительной мере уступает величине объема даже наиболее мелких удлиненных камбиальных клеток, порождающих элементы флоэмы и ксилемы. По существу камбиальные клетки лучей по величине своей такого же порядка, как и недиференцированные клетки зародыша или клетки конечной меристемы в точках роста.

Отношение между двумя типами начальных камбиальных клеток в стебле каждого растения остается все время более или менее одинаковым, по крайней мере, на каждой данной высоте и в течение каждой данной фазы жизни растения. Постоянность такого отношения в слое, площадь периферии которого непрерывно возрастает, поддерживается возникновением новых скоплений камбиальных клеток лучей путем периодического отрезывания этих клеток от длинных камбиальных элементов при соответствующем их делении. Вследствие наступления ненормальных окружающих условий, например при повреждениях, все длинные камбиальные клетки на данной площади могут быть стимулированы к делению на мелкие более или менее изодиаметрические клетки. В течение дальнейшего роста в этом районе меристемы некоторые из этих мелких клеток вытягиваются и в конечном итоге таким путем регенерируют камбиальные клетки нормальных размеров.

Сакс и Страсбургер почти одновременно обратили внимание на то, что недиференцированные, активно делящиеся и растущие клетки растений, встречающиеся в эмбриональных и меристематических тканях, относительно мелки. Отсюда они вывели заключение, что мелкость этих клеток обусловлена тем, что действующая сфера их ядер очень ограничена. Страсбургер нашел, что в эмбриональных клетках точек роста различных растений отношение между средним диаметром ядра и клетки равно 2:3. Сакс подчеркнул, что хотя растения сильнейшим образом варииругот по своим размерам (от 0,001 до 100 000 мм), пропорциональных изменений в размерах составляющих их клеток не происходит. Размеры клеток, по Саксу, изменяются в пределах 0,001—0,050 мм. Согласно Страсбургеру и Саксу, даже в высокодиференцированных тканях объемистые или сильно вытянутые протопласты имеют тенденцию быть многоклетными.

Следуя этим утверждениям, высказанным кроме Страсбурга и Сакса целым рядом исследователей, большие вытянутые неди-

ференцированные клетки боковой меристемы (камбия), достигающие у некоторых растений длины более чем 10 000 μ и объема 10 000 000 μ^3, должны содержать более одного ядра. Однако многоядерных камбиальных клеток никогда не встречается ни у каких растений. Даже ядра камбиальных клеток не бывают слишком велики или ненормально вытянуты, и всегда занимают центральное положение в клетке при процессах роста и цитокинеза. В клетках такого типа ядро может распространять свое возбуждающее влияние на расстояние нескольких тысяч микронов.

На основании изучения камбия *Pinus strobus* L. из различных мест стебля и корня, от деревьев различного возраста и размеров, а также различных условий местообитания, в течение периодов покоя и вегетации, Бейли нашел, что отношение между размерами клетки и размерами ядра в этих клетках сильно колеблется. Все ядра содержат диплоидное число хромосом, самые размеры хромосом заметно не изменяются, т. е. увеличение размеров клетки не сопровождается соответствующим увеличением размеров хромосом. Даже больше того, в маленьких камбиальных клетках лучей хромосомы такой же длины и толщины, как и в расположенных по соседству с ними больших длинных камбиальных клетках элементов флоэмы и ксилемы. Окрашиваиие различными красками указывает на бóльшую концентрацию хроматинового материала в мелких камбиальных клетках лучей, чем в крупных вытянутых камбиальных клетках. Вообще, повидимому, увеличение размеров ядра в первую очередь обусловлено увеличением объема ахроматического вещества.

Но объем ядрышек заметно больше в крупных камбиальных клетках. Этот факт возможно находится в связи с увеличением киноплазмы во время кариокинеза и цитокинеза, обнаруживаемого при делении крупных длинных камбиальных клеток.

Итак исследования Бейли над *Pinus strobus* находятся в противоречии с заключениями Страсбургера и Винклера относительно постоянства „специфических“ размеров клеток и размеров ядер в меристемах растений, а также с утверждением Винклера, что гигантские клетки гиперхроматичны. В боковых меристемах имеют место значительные вариации в размерах клеток без соответствующего изменения в числе хромосом.

Как указывалось выше, у голосеменных полярная ось деления длинных камбиальных клеток при образовании перегородок в тангентальной плоскости обычно располагается не под прямым углом к длинной оси протопласта, но тянется диагонально через клетку.

Так как каждой киноплазмосоме приходится проходить от места вблизи дочерних ядер до концов протопласта от 500 до 5000 μ, то время на прохождение такого длинного пути требуется относительно много. Согласно предварительным наблюдениям и расчислениям, весь период времени, потребный для совершения процесса образования клеточной пластинки, повидимому, равен нескольким часам.

При делении камбиальных клеток, именно длинных элементов, наблюдается целый ряд отклонений от правил, установленных наблюдениями над делением клеток конечных меристем. Так, по закону Сакса, плоскости следующих друг за другом клеточных делений должны пересекаться под прямыми углами. В камбии следующие в непрерывном порядке продольные деления параллельны. Гертвиг несколько развил положение закона Сакса. По гипотезе Гертвига, оси митотических фигур типично располагаются по длинной оси протоплазматической массы, и деление вследствие этого имеет тенденцию

разрезать эту ось под прямым углом. Но в камбии оси митотических фигур обычно располагаются или под прямым углом к длинной оси клетки (покрытосемянные) или в диагональном положении (голосемянные и некоторые покрытосемянные).

Изучение камбия показало, что сфера действия ядра не так ограничена в пространстве, как предполагали раньше.

Проблема детального исследования вариаций в длине камбиальных клеток у всего разнообразия голосемянных и покрытосемянных, по-видимому, сильно увлекла Бейли. Так, в 1920 г. появилась подробная статья Бейли на эту тему, снабженная обширной цифровой таблицей. В том же году была опубликована и обстоятельная статья, описывающая детали цитологических явлений, происходящих в камбии.

Рассмотрим сначала материал, изложенный в первой статье. Извлечем из нее те новые факты и дополнительные соображения, которые еще не были сообщены в предыдущих публикациях Бейли.

Прежде всего Бейли подчеркивает, что уменьшение длины трахеидоподобных анатомических элементов во вторичной ксилеме двудольных находится в тесной связи с развитием и диференциацией сосудов.

На это указывает не только резкий общий контраст между размерами трахеидоподобных элементов в растениях, которые имеют сосуды (*Gnetales*, двудольные), и размерами трахеид в растениях, лишенных настоящих сосудов (сосудистые тайнобрачные, голосемянные, бессосудистые двудольные *Trochodendraceae* и пр.), но также факт, что трахеидные клетки у двудольных имеют тенденцию становиться все короче и короче, по мере того как сосуды приобретают все более и более специализированную структуру.

Размеры клеток вторичной ксилемы определяются: 1) размерами камбиальных клеток и 2) изменениями, происходящими в производных из камбиальных клеток во время диференциации их в постоянные анатомические элементы. Основные типы размеров (длины) и типы вариаций этих размеров, наблюдаемые среди трахеидных клеток вторичной ксилемы, находятся в тесной параллельной сочетанности с подобными же основными вариациями в длине камбиальных начальных клеток. Такие меристематические клетки, как клетки камбия, по длине своей различны в различных частях растения или органа, различны при различных условиях местообитании растения и различны среди различных групп сосудистых растений. Трахеидные элементы во время диференциации увеличиваются в объеме. Увеличение объема трахеид у хвойных обусловлено прежде всего расширением по радиусам, а потом уже удлинением их. Тангентальный диаметр развивающейся трахеиды остается почти постоянным. Среди древесных двудольных, наоборот, объем волокнистых трахеид находится под большим влиянием вытягиванив их, а объем члеников сосудов развивается одинаково как от тангентального, так и от радиального расширения. Среди голосемянных изменения в объеме трахеид в последующих годичных кольцах находятся в тесной зависимости от вариаций в длине и объеме камбиальных клеток. Среди же некоторых высоко специализированных двудольных колебания в объеме волокнистых трахеид и члеников сосудов в различных частях стебля в значительной доле создаются теми изменениями, которые происходят во время процесса диференциации соответствующих анатомических элементов вторичной ксилемы. У двудольных укорачивание камбиальных клеток и волокнистых трахеид приводит к уменьшению объема этих элементов, но уменьшение длины члеников сосудов часто

даже в значительно большей мере компенсируется увеличением их поперечного сечения. Поэтому контраст между объемом трахеид у голосемянных и члеников сосудов у двудольных значительно меньше выражен, чем между величиной камбиальных клеток у этих двух групп растений.

Таковы соображения Бейли, которые мы нашли желательным привести в дополнение к изложенным выше в нашем обзоре.

В заключение раздела своих исследований относительно длины и объема анатомических элементов вторичной ксилемы различных древесных растений Бейли приводит ряд соображений общего критического характера.

Вследствие существования многочисленных факторов или комплексов факторов, влияние которых отражается на размерах и объеме клеток, не будет неожиданным, что различные исследователи приходят к различным заключениям при попытках сделать обобщения относительно размеров клеток. Когда же эти заключения базируются в значительной мере на обобщениях, обоснованных незначительным фактическим материалом, они могут быть особенно противоречивы. Фактические данные определенно показывают, что недиференцированные активно делящиеся и растущие клетки латеральной меристемы или камбия могут сильно варьировать в размерах у некоторых растений и, наоборот, остаются относительно постоянными у других. Поэтому весьма различные заключения относительно степени постоянства размеров клеток и количества клеток можно ожидать от экспериментальных исследований в зависимости от особенностей растения или от той части растения, которая избрана для исследования. Такая же путаница может возникнуть при недостаточно критическом сопоставлении взаимоотношений между размерами тела организма и размерами клеток его.

В работе, посвященной подробному описанию особенностей цитологических явлений, происходящих в камбии (1920), Бейли, наряду с систематизированным и пространным перечислением фактов, сообщенных в предшествовавших статьях, приводит еще результаты ряда новых наблюдений, а также несколько дополнительных соображений, возникших при повторном пересмотре проблемы о делении камбиальных клеток.

По поводу нуклео-цитоплазматического отношения, которым некоторые исследователи пытались установить наличие корреляции между размерами клеток и размерами ядер их, Бейли, путем личных исследований и разностороннего изучения литературы вопроса, пришел к определенному обобщающему заключению. Нуклео-цитоплазматическое отношение не есть постоянная и саморегулирующаяся закономерность взаимодействия между ядром и протоплазмой клетки, но величина, колеблющаяся в довольно широких пределах не только среди различных организмов, но даже в различных стадиях онтогенетического развития одного и того же организма. Различные окружающие условия также вносят изменения в это отношение. В клетках высоко специализированных тканей нуклео-цитоплазматическое отношение значительно разнообразнее, чем в недиференцированных эмбриональных анатомических элементах.

Камбиальные клетки древесных двудольных содержат более мелкие ядра, чем гомологические клетки голосемянных. Камбиальные клетки сильных зрелых стволов обладают более крупными ядрами по сравнению с такими же клетками молодых побегов. Наиболее резко выделяются сезонные изменения величины ядер латеральной меристемы.

Например, у сосны покоящиеся ядра веретенообразных клеток камбия бывают заметно длиннее и уже в период опадения листьев и зимой, чем весной и летом. Особенно определенно подчеркнуто это сезонное различие в морфологическом облике ядер в камбиальных клетках корней.

Нуклео-цитоплазматическое отношение более постоянно среди камбиальных клеток сердцевинных лучей, значительно более мелких, чем веретенообразные камбиальные клетки флоэмы и ксилемы.

Камбий настолько значительно варьирует в своей активности, что дабы получить достаточно полное представление о ходе процесса деления в камбиальных клетках, следует материал для исследования собрать с нескольких представителей одного и того же растения, с различных участков одного и того же растения, и с возможно более частыми интервалами между сроками сбора материала. Деятельность камбия различна по своей активности не только в различные времена года у растений одного и того же вида, но даже у одного и того же растения в каждый данный момент в различных частях растения. Камбиальные клетки могут находиться в состоянии активного деления в одних участках стебля и в состоянии покоя в соседних участках того же стебля.

Результаты исследования Бейли над разрастанием камбии с поверхности подробно изложены в специальной статье (1923).

В нашем обзоре мы уже отмечали, что первый разработал вопрос о разрастании камбиальной ткани в связи с увеличением стебля в толщину Негели (1864). Согласно предположению Негели, разрастание камбия с поверхности происходит благодаря образованию радиальных (антиклинальных) перегородок. Но уже вскоре после опубликования работы Негели появились исследования, вносящие некоторые коррективы в гипотетические представления его. Роб. Гартиг (1895), на основании изучения строения вторичной ксилемы *Pinus silvestris* L., высказал предположение, что разрастание камбия по периферии ствола хвойных прежде всего обусловлено вытягиванием поперечно поделившихся веретенообразных анатомических элементов его. Значительно позже Клинкен (1914) пришел к такому же выводу при изучении сериальных срезов флоэмы *Taxus baccata* L. Клинкен также указал на существование двух основных типов в деятельности боковой меристемы: один тип характерен для хвойных, другой для двудольных. Однако Нееф (1920), изучая результаты деятельности камбия у одной из лип, нашел, что резко выраженной разницы в проявлении деятельности боковой меристемы голосемянных и двудольных нет.

Итак, начиная с Негели, вопрос о камбии все время находился в сфере внимания исследователей в области анатомии растений. Однако, несмотря на это, до сих пор в представлении о камбии имеются неясности и серьезные дефекты. Это происходит в значительной мере оттого, что изучено еще мало растений, все заключения делались на основании весьма недостаточного материала в каждом данном случае исследования того или другого автора.

Бейли произвел обширное и специально направленное исследование над камбием, исследование, интенсивно проводимое в течение ряда лет. Это дало ему возможность внести существенные дополнения в наши представления о том, что представляет собой камбий.

Прежде всего Бейли убедился, что периферическое разрастание камбия не такое простое явление, как представлял себе его Негели, и что типов камбиальной деятельности несомненно не один, а больше.

В формуле, предложенной Негели для подсчета частоты деления камбиальных клеток радиальными перегородками в период разрастания в диаметре стебля или корня, размеры камбиальных клеток предполагаются постоянными. Разумеется, это на самом деле не так. Даже на основании чисто априорных положений периферическое разрастание боковой меристемы может быть обусловлено в большей или меньшей мере следующими факторами:

1) увеличением тангентального диаметра веретенообразных камбиальных клеток;
2) увеличением длины веретенообразных камбиальных клеток;
3) увеличением числа веретенообразных камбиальных клеток;
4) увеличением диаметра камбиальных клеток серцевинных лучей;
5) увеличением числа камбиальных клеток сердцевинных лучей.

Более ранними исследованиями Бейли было доказано, что веретенообразные камбиальные клетки элементов ксилемы и флоэмы в старых стеблях длиннее нежели в молодых, но такое разрастание в длину камбиальных клеток не продолжается в течение всей жизни данного растения. В особенности резко заметно увеличение длины камбиальных клеток у молодого растения среди хвойных и у двудольных с плохо диференцированной сосудистой частью ксилемы. Но являются ли такие изменения в скорости роста веретенообразных клеток камбия в длину сколько-нибудь значительными факторами периферического разрастания боковой меристемы в первых стадиях утолщения стебля? Результаты некоторых измерений, произведенных у *Pinus strobus* L., в этом отношении интересны.

Одногодичный стебель

Радиус древесного цилиндра	2 000 μ
Окружность камбия	12 566 „
Среднее длины веретенообразных клеток камбия	870 „
Среднее тангентального диаметра веретенообразных клеток камбия	16 „
Число веретенообразных клеток камбия на поперечном разрезе стебля	724 клетки
Среднее тангентального диаметра камбиальных клеток сердцевинных лучей	14 μ
Число камбиальных клеток сердцевинных лучей на поперечном разрезе стебля	70 клеток

60-годичный стебель

Радиус древесного цилиндра	200 000 μ
Окружность камбия	1 256 640 „
Среднее длины веретенообразных клеток камбия	4 000 „
Среднее тангентального диаметра веретенообразных клеток камбия	42 „
Среднее тангентального диаметра камбиальных клеток сердцевинных лучей	17 „

Разрастание в ширину 724 веретенообразных клеток камбия образовало в течение 59-летнего периода дугу в 30 408 μ, а увеличение диаметра 70 камбиальных клеток сердцевинных лучей за тот же самый период в сумме своей имело следствием образование дуги в 1190 μ. Общее прибавление периферии камбия за счет увеличения тангентального диаметра камбиальных клеток обоих типов равно 31 598 μ. Сравнивая это прибавление с общим увеличением периферии камбиальной зоны за 59-летний период, можно сделать только одно заключение, что разрастание кольца камбиальной ткани проис-

ходит в первую очередь за счет увеличения числа камбиальных клеток, а не размеров их. Число веретенообразных камбиальных клеток с 724 повышается до 23 100; число же камбиальиых клеток сердцевинных лучей — от 70 до 8796.

Однако такое увеличение числа камбиальных клеток обусловлено не только делением прежде бывших клеток. Если вновь возникшие от деления камбиальные клетки удлиняются и скользят одни около других, то число клеток, пересекаемое данной ноперечной плоскостью, должно непрерывно увеличиваться. Камбиальные клетки сердцевинных лучей удлиняются очень немного.

Значение камбиальных клеток сердцевиниых лучей в увеличении периферии камбиальной ткаии заметно меньше, чем значение веретенообразных клеток. Так, у 60-летней сосны пространство, зннимаемое камбиальными клетками сердцевинных лучей, равно приблизительно $^1/_8$ всей периферии камбиального кольца. Многие двудольные имеют значительно более высокий процент длины периферии, занимаемой камбиальными клетками сердцевинных лучей, иногда даже несколько превосходя половину всей периферии.

У голосемянных и низко организованных двудольных веретенообразные камбиальные клетки ие распределяются правильными рядами, тогда как у высокооргаиизованных двудольных камбиальные клетки этого типа симметрично сгруппированы в параллельные горизонтальные ряды. Естественно возникает вопрос, является ли такое резкое различие в архитектуре боковой меристемы отражением основного различия в росте и делении неретенообразных камбиальных клеток, а также, какой фактор обусловливает переход от неправильного к правильному расположению камбиальных клеток.

Рассматривание камбиальной ткани, состоящей из расположенных в пранильные ряды клеток, обнаруживают, что клетки такой ткани шестигранные с длинными параллельными сторонами и резко заостренными концами. Самые форма и распределение камбиальных клеток такого типа достаточно отчетливо показывают, что разрастание периферии камбиальной ткани не может происходить путем удлинения поперечно делящихся клеток. В случае разрастания в длину такие камбиальные клетки неизбежно бы сдавливали друг друга, нарушая в конечном итоге правильное распределение. Если же антиклинальные (перпендикулярные поверхности стебля) перегородки более или менее строго продольно-радиальны, то в результате последовательного образования этих перегородок создается ткань, состоящая из горизонтально расположенных рядов клеток. Конечно, подобное расположение клеток камбиальной ткани может быть сохранено лишь в случаях, если его не изменит различие в скорости разрастания в длиину соседних элементов.

В камбии, клетки которого расположены неправильными рядами (рис. 5, фрагменты 1, 2 и 3), соседние веретенообразные клетки сильно вариируют в длине. Но среднее длины этих элементов заметно не увеличивается на протяжении более поздних стадий утолщения стебля или корня. Таким образом увеличение числа веретенообразных элементов камбинальной ткани с иеровным распределением этих элементов обусловлено не только образованием продольно-радиальных перегородок, но и разрастанием в длину элементов.

Все эти факты показывают, что существует два основных различных тнпа мериетематической деятельности у высших сосудиетых растений в отношении веретенообразных камбиальных элементов. Антиклинальные перегородки одного типа обычно более или менее косые

(псевдопоперечные), а другого — продольно-радиальные. В меристеме первого типа веретенообразные камбиальные элементы удлиняются, скользя друг относительно друга до тех пор, пока не достигнут некоторой определенной длины. Затем они делятся более и менее косыми перегородками каждая на две короткие половинки, которые

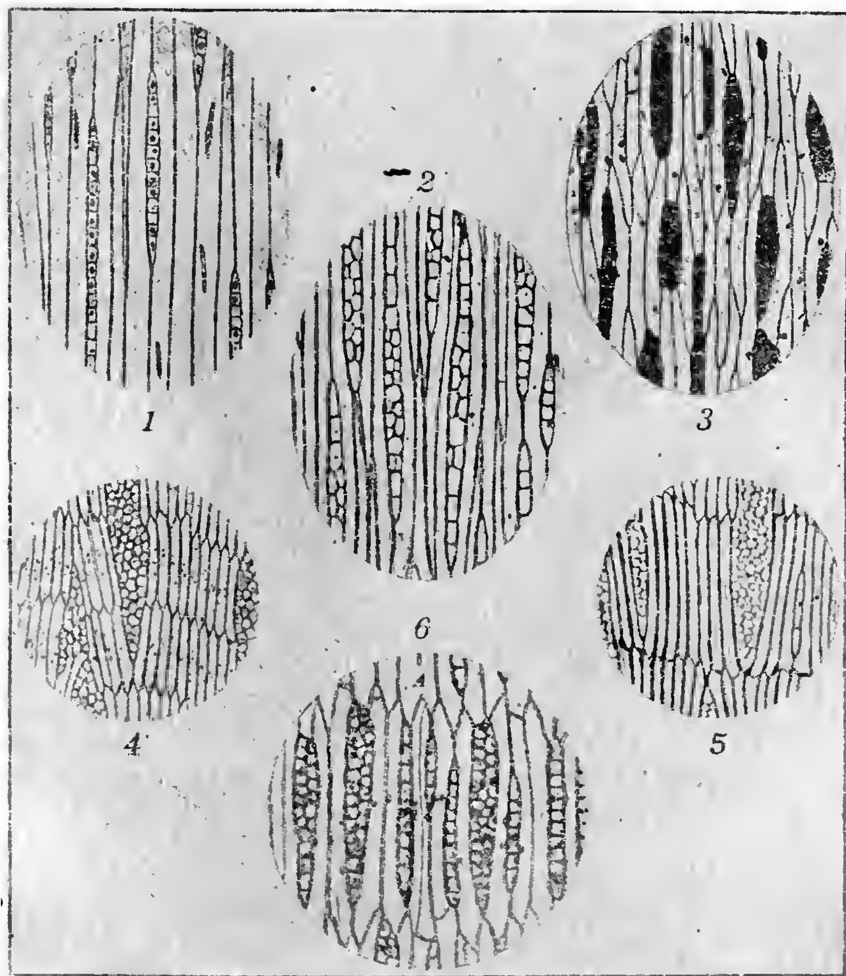


Рис. 5. Примеры продольно-тангентальных разрезов стеблей различных растений через зону камбия. *1. Pinus strobus* L. Неровное расположение камбинальных клеток. *2. Myristica philippensis* Lam. Неровное расположение. *3. Fraxinus americana* L. Неровное расположение. *4. Robinia pseudoacacia* L. Ровное расположение камбиальных клеток. *5. Heritiera littoralis* Dryand. Ровное расположение. *6. Diospyros virginiana* L. Ровное расположение.

в свою очередь разрастаются в длину и делятся (рис. 6, *A*). А так как далеко не все клетки делятся и удлиняются в унисон, создается значительная разница в длине соседних камбиальных клеток.

При образовании клеток боковой меристемы с ровным расположением элементов деление происходит при помощи не косых, а продольно-радиальных перегородок. При этом элементы значительно не

разрастаются (рис. 6, *B*). Таким путем создается меристематическая ткань, состоящая из симметрично сгруппированных в параллельные горизонтальные по отношению к оси органа ряды камбиальных клеток (рис. 5, фрагменты 4, 5, и 6).

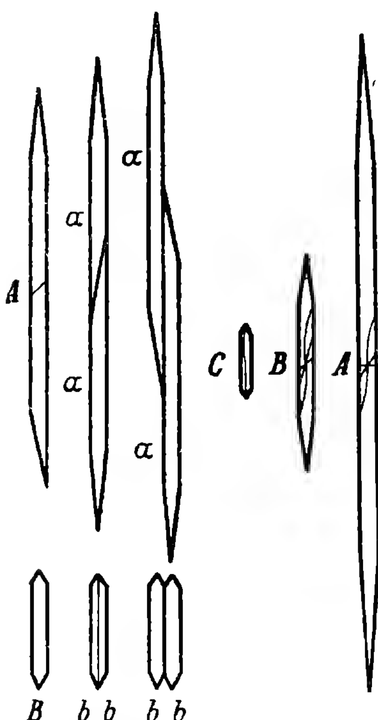


Рис. 6. Слева—схема, демонстрирующая периферическое разрастание камбия при неровном и ровном расположении. *A* — веретенообразные клетки камбия с неровно расположенными элементами, делящиеся псевдо-поперечными перегородками; *a*, *a* — продукты этого деления, вытягивающиеся и скользящие друг около друга. *B*—веретенообразные клетки камбия с ровно расположенными элементами; *b*, *b*—продукты продольно-радиального деления этих клеток, разрастающиеся латерально. Справа—типы камбиальных клеток: *A*—хвойных, *B* и *C*—двудольных с неровным и ровным расположением элементов камбиальной ткани.

Существует ли морфологическая связь между двумя основными типами камбиальной ткани?

Наряду с развертыванием процесса диференциации высокоорганизованных типов сосудистых тканей двудольных растений происходило неуклонное уменьшение длины веретенообразных камбиальных клеток и, естественно, производных из них анатомических элементов ксилемы и флоэмы. В итоге длина веретенообразных камбиальных элементов более или менее стабилизуется в каждом представителе высшего типа сосудистых двудольных растений, характеризуясь каким-либо определенным размером, одинаковым для всех веретенообразных камбиальных клеток. Создаются ровные ряды элементов камбиальной ткани.

Как же осуществлнется этот переход из неровного (non-stratified) к ровному (stratified) расположению камбиальных клеток?

При образовании ткани из неровно расположенных камбиальных клеток ориентация антиклинальных перегородок колеблется между поперечным положением и различными степенями наклона перегородок (рис. 6, фрагменты, расположенные справа). По мере того как веретенообразная камбиальная клетка становится все короче, конец косой перегородки стремится приблизиться к заостренному концу клетки, т.е. к тому, чтобы перегородка стала более и более продольно-радиальной.

Итак направление образующейся при делении камбия антиклинальной перегородки, степень наклона ее, является существенным фактором, характеризующим тип строения боковой меристемы, отражающийся на строении производимых из этой меристемы постоянных тканей.

Статьей, описывающей принципы разрастания камбиальной ткани по периферии органа, по существу заканчивается серия работ, посвященных собственно камбию и тем процессам карио- и цитогенеза, которые в камбиальных клетках происходят.

Углубляя свои исследования, Бейли перешел к детальному и настойчивому пересмотру строения производных деятельности камбия, именно к изучению подробностей структуры анатомических эле-

ментов древесины, которая у древесных растений целиком слагается из вторичной ксилемы.

В нашем обзоре мы остановимся на рассмотрении только трех работ Бейли, появившихся в печати в последнее время и имеющих несомненно общий интерес. Это исследования о строении: 1) окаймленных пор у двудольных; 2) серединной пластинки (межклетного вещества) и 3) вторичной оболочки. Своими исследованиями в данных случаях Бейли, как и всегда, касается тех вопросов, которые в науке о строении растительного организма еще недостаточно выяснены, несмотря на всю важность их и значение не только теоретическое, но и практическое.

В статье, опубликованной в 1933 г., Бейли сообщает результаты своих исследований над структурой, распределением и диагностическим значением окаймленных пор у двудольных.

Прежде всего следует отметить, что Бейли для характеристики окаймленных пор применяет не старый термин, привившийся уже в литературе (bordered), а новый, предложенный Номенклатурным комитетом Международной ассоциации анатомов по древесине (Nomenclature Committee of the International Association of Wood Anatomists). Этот термин (vestured pits, а также vestured walls) по-русски может быть переведен как „облаченный“, в смысле „одетый“ или „обвернутый“ (enveloped). В нашем обзоре мы будем придерживаться старого термина „окаймленный“, так как нового, соответствующего предложенному Международной Ассоциацией, в русской литературе еще не выработано. Нельзя, однако, не признать того, что новый термин более соответствует существу структуры поры, более рационален.

В связи с изучением строения плазмодесм Бейли исследовал также и строение стенок и пор у большого числа голосемянных и покрытосемянных растений.

Уже сравнительно давно в стенках сосудов некоторых двудольных и в особенности *Leguminosae* были описаны так называемые ситовидные поры. Название „ситовидные“ (sievelike or cribriform) было дано вследствие предположения, что мембрана поры пронизана многочисленными мелкими отверстиями, через которые происходит протоплазматическое соединение друг с другом содержимого отдельных члеников молодых сосудов. Однако, как показали дальнейшие исследования, система ситечка каждой поры не представляет собой места продырявливания мембраны поры, но лишь мелкие углубления со свободной внутренней поверхности оболочки клетки, вторичного утолщения ее. Следовательно ситовидные поры сосудов, теряя свое предполагаемое физиологическое значение, имеют однако не малую ценность в систематике древесин, а также для классификации типов древесины, обладающих специфическими чертами структуры и техническими свойствами.

В неокрашенных продольных срезах древесины *Leguminosae*, *Myrtaceae*, *Polygonaceae*, *Lythraceae* и некоторых других представителей двудольных окаймленные поры имеют, при рассматривании их с поверхности, вид испещренных образований. Эта испещренность дна пор обусловлена наличием различной формы выступов, обладающих свойством различного лучепреломления. В срезах, дифференциально окрашенных гейденгайновским гематоксилином и сафранином, такие выступы густо прокрашиваются и на микрофотографиях выходят в виде темных пятен или сетки на более светлой основе. При внимательном рассмотрении различных оптических разрезов на различных уровнях толщи поры путем повертывания микрометрического винта,

можно обнаружить, что существует две совершенно независимые, но симметричные системы густоокрашивающихся выступов в каждой из пор, составляющих одну общую пару. Обе системы обособлены. Продырявливания мембраны поры нет.

Вследствие малых размеров пор и значительной толщины оболочек сосудистых элементов большинства двудольных детали внутренней структуры окаймленных пор можно рассмотреть преимущественно на разрезах этих пор, а не с поверхности их. Для этой цели необходимы очень тонкие разрезы, не толще 5—7 μ.

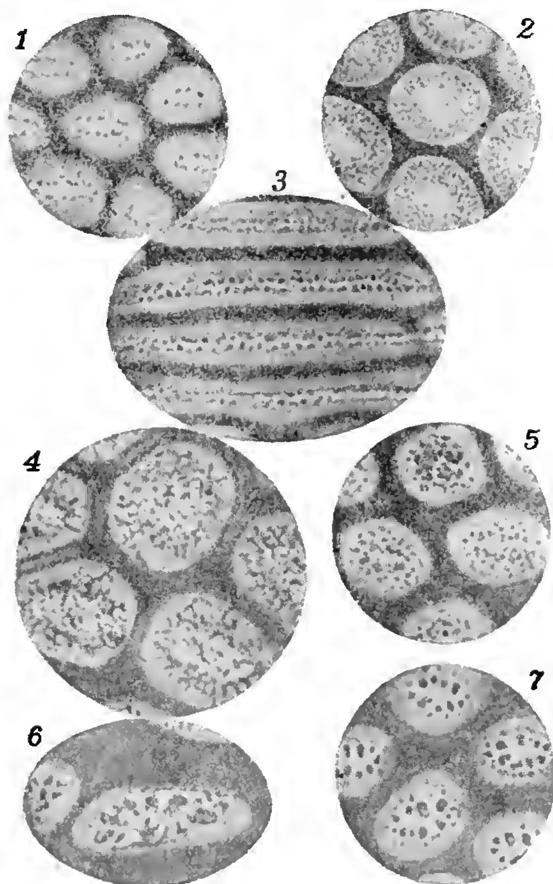


Рис. 7. Примеры ситчатых окаймленных пор различных растений. 1. *Prosopis juliflora* DC. 2. *Duabanga moluccana* Blume. 3. *Fuchsia Colensoi* Hook. 4. *Tibouchina mutabilis* Cogn. 5. *Combretum* sp. 6. *Eugenia alternifolia* Wight. 7. *Terminalia Chobula* Retz.

Наружный вид пор передается рис. 7 (табл. 61 из работы Бейли). Рисунок передает почти все разнообразие морфологии ситчатых окаймленных пор. Он говорит сам за себя.

Займемся разбором разрезов нескольких основных типов пор (рис. 8). На рис. 8 разрезы пор изображены схематически для удаления излишних деталей, мешающих восприятию основной идеи структуры.

Фрагмент *А* рис. 8 передает схематическое изображение одного из наиболее простых и распространенных типов ситчатых окаймленных пор. Толстая, совершенно лишенная какого-либо продырявливания перепонка и мембрана поры, являющаяся дном поры, занимает серединное положение. Отверстие поры и камера поры выражены достаточно определенно. К нависающим стенкам камеры поры прикреплены весьма характерные ветвистые выросты, густо и темно прокрашивающиеся при соответствующей обработке препарата. Эти выросты не находятся в соединении с мембраной поры. Наиболее массивные сосочки прикреплены к краям оболочки, ограничивающим внутреннее отверстие канала поры, и направлены к центру камеры поры. Если рассматривать такую пору с поверхности по направлению довольно толстого канала поры, то мелкие периферические сосочки будут частично замаскированы нависающими массивами вторичной оболочки, образующими камеру поры.

Только-что описанный тип поры в тонких деталях структуры своей довольно значительно вариирует. Иногда темно окрашивающиеся

выросты образуют рыхлое сплетение ветвящихся и анастомозирующих нитей, прикрепленных к нависающим стенкам камеры поры. Иногда же сплетение бывает очень густым, закрывающим полость камеры поры. Но не всегда при таком типе поры сосочковидные, коралло-подобно ветвистые или состоящие из нитчатых сплетений выросты принадлежат полости камеры поры.

На рис. 8, фрагмент *B*, изображен другой тип поры. При таком типе поры сосочки прикреплены к краям как внутреннего, так и наружного отверстий канала поры. Иногда ветвистые нитевидные выросты могут заполнять всю полость поры (рис. 8, фрагмент *C*), выступая даже более или менее сильно в полость клетки.

Нередко нитевидные выросты встречаются на внутренней поверхности вторичного утолщения оболочки сосуда, а также и в окаймленной поре (рис. 8, фрагмент *D*). Это будет третий тип тонкого строения поры.

Как вытекает с очевидностью из приведенных описаний типов строения окаймленных пор у некоторых двудольных, название „ситовидные поры" к ним подходит мало. Но самое интересное—это большое разнообразие строения пор, вскрытое исследованиями Бейли. Наши представления о порах благодаря Бейли значительно расширились.

Структура облаченных пор и оболочек клетки может быть обусловлена прилипанием вещества, отлагаемого в зрелой водоносной клетке в продолжение посмертных изменений, происходящих в высыхающей заболони, или в течение периода превращения заболони в ядро древесины. Изучение живых клеток на разрезах соответствующих участков диференцирующейся ксилемы обнаруживает, что своеобразные выросты в действительности формируются цитоплазмой в конечных стадиях развития сосудистых элементов.

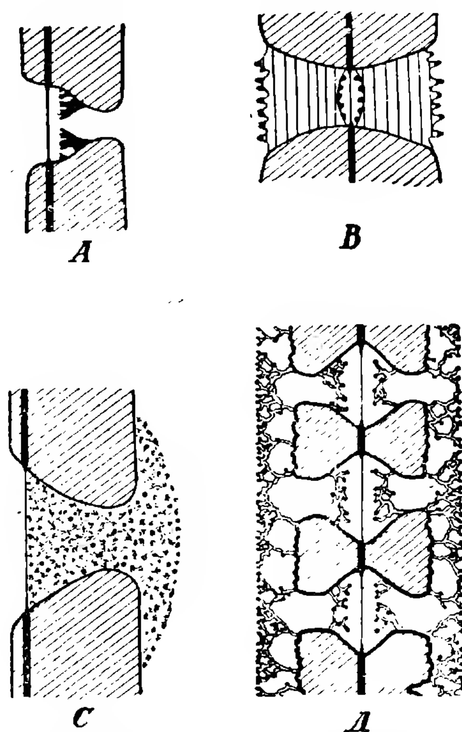


Рис. 8. Разрезы различных типов ситчатых окаймленных пор в схематическом изображении. *A*—кораллоподобные ветвистые выросты от нависающей оболочки, ограничивающей полость поры. *B*—сосочковидные выросты с краев наружного и внутреннего отверстий поры. *C* — сплетение тонкой ткани, заполняет полость поры и выступает более или менее сильно в полость клетки. *D*—ветвистые и анастомозирующие выросты образуются как в полости поры, так и на внутренней поверхности сосуда.

Иногда облик облаченных пор принимают поры, в которых вследствие коагуляции какого-то вещества, накопляющегося во время отмирания содержимого, создается своеобразная пунктировка, напоминающая ситчатые поры. Но такие ложные ситчатые поры отличаются от истинных непостоянством своего облика, а также присутствием не во всех сосудах даже данного участка растения. Истинные облаченные поры встречаются со всеми характерными чертами тонкой структуры как в различных участках одного и того же растения,

так и в материале, полученном от растений, произрастающих в различных местах.

Облаченные поры встречаются довольно часто в древесине различных тропических древесных пород и могут служить в качестве подсобного диагностического признака при классификации древесины.

Работа Бейли, опубликованная в 1934 г., направлена к выяснению структуры, оптических свойств и химического состава так называемой серединной пластинки.

Много написано в течение последнего столетия относительно строения, развития и физических, а также химических, свойств клеточиой оболочки. Внимательное изучение всей этой литературы вскрывает разнообразие и даже противоречие точек зрения на некоторые основные разделы в учении о свойствах оболочки. Например нет согласования в отношении применения и понимания таких терминов, как „межклетное вещество", „срединная пластинка", „первичная оболочка", вторичная оболочка", „третичная оболочка" и т. д. Каждый из этих терминов употребляется в нескольких достаточно различных смыслах и обозначает совершенно различные структуры. Существенно важно выяснить такое положение понятий, так как существующая путаница приводит к серьезным недоразумениям не только в описательных морфологических работах, но также и в физиологических, биофизических и биохимических исследованиях.

Из чего состоит так называемая серединная пластинка?

Моовь (von Mohl) и другие ранние исследователи в области ботаники полагали, что клетки ксилемы и других тканей связаны между собой при помощи светопреломляющего межклетного вещества, которое отличается от вещества клеточной оболочки своей растворимостью и прочими свойствами. Затем, с открытием клеточного деления и изменившимися взглядами на происхождение и развитие растительной клетки, этот светопреломляющий слой был признан срединной пластинкой. Цитологические исследования в конечном итоге привели к заключению, что серединная пластинка возникает между половинками расщепляющейся клеточной пластинки и является в действительности первообразующейся перепонкой или разделяющей стенкой, изменяющейся более или менее в толщине и химическом составе в течение процесса диференциации ткани.

Ботаники различают срединную пластинку у различных тканей по характеру светопреломляемости, различию в окраске или растворимости в мацерирующих жидкостях. Диппель (Dippel) показал, что светопреломляющий слой собственно состоит из трех довольно хорошо друг от друга отграниченных слоев: двух анизотропных и одного изотропного, расположенного между первыми. Он обозначил анизотропные слои как первичную оболочку, а изотропный центральный слой как межклеточное вещество. Комбинация всех трех слоев образует срединную пластинку. Позднее появляется уже тенденция среди некоторых исследователей ограничить термин „срединная пластинка", оставляя его лишь за изотропным слоем.

Манжен (Mangin) обнаружил, что срединная пластинка сочных тканей состоит из пектиновых веществ и что пектоза тесно связана с целлюлозой в клеточной стенке, еще не подвергшейся ни одревеснению, ни опробковению и т. п. По мнению Манжена, начальная клеточная перегородка состоит из пектиновых веществ, а первые отложения целлюлозы появляются лишь в процессе образования вторичного утолщения. Однако согласно данным позднейших исследователей зна-

чительная часть лигнина расположена в срединной пластинке, и даже вообще срединная пластинка состоит из лигнина.

Вследствие существования некоторого разногласия в отношении как химического состава вещества срединной пластинки, так и физических свойств ее, Бейли совместно с Керром предпринял исследование над срединной пластинкой различных тканей с целью внести большую ясность в понимание морфологической и химической сущности этого компонента структуры.

Дабы получить более отчетливое представление относительно срединной пластинки в зрелой ксилемной ткани, необходимо рассмотреть обстоятельства выявления ее в камбии, а также изучить те изменения, которые происходят в срединной пластинке при диференциации постояннных тканей.

Основой для исследования состояния срединной пластинки в камбии был материал от *Pinus strobus* L., дополненный изучением соответствующих участков стволов большого числа других видов древесных растений. При работе с камбием важно пользоваться свежесобраиным материалом от живого дерева. Камбиальные стенки так сильно съеживаются при обезвоживании, что постоянные препараты представляют собой не что иное как карикатуру начальной структуры свежесобранного материала.

Для изучения срединной пластинки в зрелой ксилемной ткани были сделаны продольные и поперечные разрезы у более чем 800 представителей различных голосемянных и покрытосемянных. Срезы рассмотрены в поляризоваином свете. Срезы приготовлялись как со свеже собранных образцов древесины, так и с высушенных, но перед исследованием набухших в холодной воде. Реактивы, вызывающие разбухание, не применялись, так как они изменяют химические свойства клеточных оболочек.

При исследовании оптических свойств древесины важно получать тонкие и точно поперечные разрезы. Большинство ответственных работ с поляризованным светом было произведено на срезах толщиной 5 μ. Более толстые и хотя бы даже слабо скошенные срезы затемняют тонкие детали и дают более искаженное изображение. Химические исследования производились на срезах толщиной от 5 до 15 μ.

Большинство ботаников рассматривает камбий как исключительно нежную и тонкостенную ткаиь. Это представление создалось в значительной мере при изучении фиксированного и обезвоженного материала, а также вследствие недостаточного знакомства с исследованиями Санио, Шахта, Страсбургера и Диппеля, старых авторов, которые работали со свеже срезанным и не высушенным материалом. Например, Санио указывал, что радиальные стенки веретенообразных камбиальных клеток *Pinus silvestris* значительной толщины и что соседние клетки разделены аморфным межклетиым веществом. Однако Санио и другие исследователи ошибались, полагая, что появление межклетного вещества представляет необычайное явление в меристеме, происходящее от расщепления первоначально целой и гомогенной разделяющей перегородки. Внимательное рассматривание строения камбия различных растений подтверждает наличие межклетного вещества на всех сторонах камбиальных клеток. Межклетное вещество—пластическая коллоидная масса, быстро переходящая в полужидкую фазу, облегчая этим продвижение и приспосабливание друг к другу клеток такой активно растущей ткаии как камбий.

Во втором издании своей книги „Das Mikroskop“ Диппель высказал предположение об изотропности стенок камбиальных клеток.

Исследования Бейли и Керра над оптическими свойствами оболочек камбиальных клеток при помощи поляризационного микроскопа обнаружили, что оболочки как веретенообразных камбиальных клеток, так и камбиальных оболочек сердцевинных лучей, состоят из двупреломляющего вещества. Все камбиальные оболочки анизотропны. Но интенсивность двойного преломления, угол затухания и т. д. несколько варьируют от растения к растению. Межклетное вещество в действительности изотропно. Физические свойства, растворимость и прокрашивание красной рутениевой краской, Cl-Zn-J и иодиой серной кислотой показывают, что оболочка камбиальных клеток состоит из смеси целлюлозы и полиуронидов и что оболочки разделяются межклетным веществом, состоящим в значительной доле, если не целиком, из полиуронидов.

Оболочки камбиальных клеток хариктеризуются между прочим сезонными изменениями в толщине и коллоидальных свойствах. Во время периода покоя стенки камбиальных клеток толще и имеют общие свойстна твердого геля, тогда как в течение времени активной деятельности оболочки становятся тоньше и более гибкими.

Те специфические изменения, которые камбиальные стенки испытывают при диференциации камбиальных клеток в элементы ксилемы и флоэмы, заметно варьируют в зависимости от особенностей типа образующейся ткани. В случае паренхимных элементов флоэмы, сохраняющих свою способность к росту и вытягиванию, исходные камбиальные клетки лишь немного видоизменяются в своей форме и толщине оболочки, вторичной же оболочки не образуется. Наоборот, в камбиальных клетках, подвергающихся необратимым изменениям, при которых образуются слои настоящих вторичных утолщений оболочки, межклетное вещество и самые оболочки имеют тенденцию стать тоньше во время процесса вытягивания клетки перед началом ее диференциации.

Камбиальная оболочка растягивается по мере того как клетка увеличивается в размерах, но слои вторичного утолщения не откладываются до тех пор, пока клетка не достигнет диаметра зрелой клетки. По мере того как стенки камбиальных клеток увеличиваются с поверхности и становятся тоньше, слой межклетного вещества так растягивается и утончается, что его трудно отличить обычными микроскопическими методами, за исключением углов, где соприкасаются три или большее число соседних клеток.

Одревеснение начинается с ранних стадий образования вторичных утолщений оболочки. В образцах, изученных авторами, одревеснение внервые различимо уже в стенках камбиальных клеток и в межклеточном веществе. Одревеснение распространяется центрипетально через постепенно образующиеся слои вторичной оболочки. Оболочки камбиальных клеток обычно одревесневают весьма интенсивно, за исключеннем перепонок, выстилающих дно поры.

Трудность отличить оболочки камбиальных клеток от межклетного вещества еще более усиливается одревеснением, которое изменяет окрашиваемость и показатель преломления всех трех соседних слоев, превращая их в нечто еднное; гомогенное и однnаконо преломляющее.

При превращении заболони в ядро оболочки могут поглотить больше или меньше дубильных веществ, изменяющих растворимость, оптические свойства и реакции на окрашивание оболочек. Также и при высыхании заболони оболочки могут быть насыщены различными веществами, содержащимися в вакуолях живых клеток или образованных отмирающими протопластами.

В нормальных сосудистых клетках вторичная оболочка состоит из трех слоев (рис. 9): 1) относительно узкого наружного слоя (*c*); 2) узкого внуреннего слоя (*e*) и 3) серединного слоя различной толщины (*d*). Узкие внутренний и наружный слои характеризуются тем, что фибрилли целлюлозы в иих ориентированы почти иод прямым углом к длинной оси клетки. В промежуточном слое (серединном) фибрилли целлюлозы расположены или продольно или диагонально. Явления, наблюдаемые между скрещенными николями, находятся в тесном согласовании с расположением мицелл целлюлозы. Если последние расположены параллельно длинной оси анатомического элемента, то слой оболочки, состоящий из таких мицелл, будет на поперечном разрезе темным, если же мицеллы ориентированы почти под прямым углом, слой будет блестеть. Степень блеска вариирует в зависимости от величины угла.

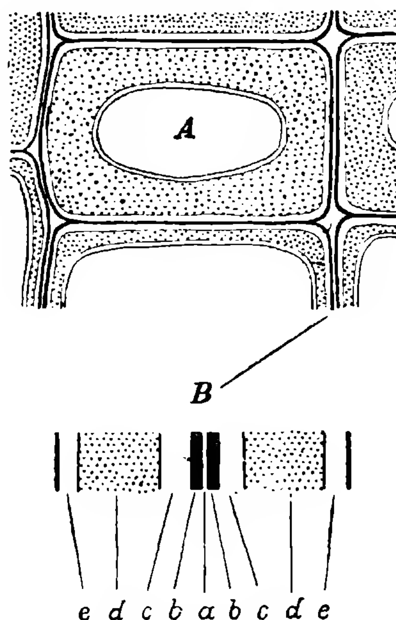


Рис. 9. Схематическое изображение строения одревесневшей оболочки. *A*—поперечный разрез одной целой трахеиды и частей семи соседних трахеид. *B*—разрез двух соседних стенок: *a* — изотропное межклетное вещество, *b*—камбиальная или первичная оболочка, *c*—внешний слой вторичной оболочки, *d*—промежуточный слой вторичной оболочки, *e*—внутренний слой вторичной оболочки.

Первичная оболочка клетки с одревесневшими стенками (эту первичную оболочку Бейли часто называет просто камбиальной оболочкой) чаще всего обнаруживает такие же анизотропные свойства, как и более или менее чисто целлюлозная оболочка. Лигнин же и пектиновые вещества изотропичны. Следовательно анизотропия первичной оболочки показывает, что целлюлоза, существовавшая в оболочке в начале ее возникновения, существует также в первичной оболочке и в период диференциации тканей и в период физиологического процесса лигнификации.

Изотропное межклетное вещество зрелой древесной ткани, повидимому, состоит из двух типов веществ, лигнина и пектиновых веществ (полиуронидов), которые могут быть разделены вследствие их различной растворимости. Первичная же оболочка (камбиальная) клеток зрелой древесной ткани состоит из смеси лигнина, пектиновых веществ и целлюлозы.

Попутно Бейли отмечает заслуживающий серьезного внимания факт. Красная рутениевая краска не является специфическим реактивом на пектиновые вещества. В разведенных растворах эта краска окрашивает три определенных категории веществ, обычно встречающихся в камбии и в производных из него тканях: 1) коагулированную протоплазму и ядро, 2) некоторые липоиды и 3) полисахариды, содержащие глюкуроновую или галактуроновую кислоту (пектиновые вещества, слизи, гемицеллюлозы и пр.). Итак серединная пластинка (middle lamella) есть пленка изотропного межклетного вещества, разделяющая первичные оболочки соседних клеток. Аморфное межклетное вещество характеризуется пластичностью, облегчающей продвижение растущих концов клеток и тесное примыкание их друг к другу.

В работе, опубликованной в 1935 г., Бейли и Керр сообщают результаты своих исследований над структурой вторичной оболочки.

Вторичная оболочка уже с давних пор считается образованием весьма сложной структуры. Первые исследователи в области анатомии растений Мирбель, Мооль, Мейен, Гартиг и др. показали, что вторичная оболочка обладает характерной полосатостью и слоиста. При помощи специфических и химических реагентов вторичная оболочка может быть расчленена на пластинки, фибрилли, гранулы (зерна) и прочие видимые отдельности постоянной формы и размеров.

Хотя за время 1850—1900 гг. появилась обширнейшая литература по поводу строения вторичной оболочки, согласованного общего мнения относительно точного физического и химического значения этой видимой разнородности в структуре вторичной оболочки достигнуто не было. Несомненно, изучение анизотропности, силы двойного преломления, различных типов дихроизма и действия х-лучей, произведенное в последние годы, дало многое для более ясного понимания субмикроскопических структур и ориентации этих структур в толстых слоях вторичной оболочки. Но однако надлежащего объяснения типов тонкой видимой разнородности строения оболочки еще не дано.

В поисках подходящего материала для исследования авторы остановились на древесине тропических двудольных древесных растений, отличающихся крупным калибром анатомических элементов и являющихся очень удобными объектами для микроскопирования.

Прежде всего авторы останавливаются на уточнении терминологии. Мы остановимся только на определении понятии „первичная оболочка" и „вторичная оболочка". Термин „третичная оболочка" употребляется в столь различных смыслах и так запутанно, что употребление его следовало бы, по мнеиию авторов, исключить из обихода описательной анатомии растений.

Термин „первичная оболочка" (primary wall) нельзя употреблять, понимая под ним образовавшийся в первую очередь слой вторичного утолщения, он применим только лишь для обозначения первой оболочки клетки, образующейся еще во время меристематического состояния клетки. Первичная оболочка остается в более или менее видоизмененном состоянии в клетках вполне диференцированных тканей.

Термин „вторичная оболочка" (secondary wall) относится к анизотропному слою вторичного утолщения, образующегося после того, как клетка достигнет размера и облика.

Мы подчеркиваем тонкость и содержательность определений, вносимых Бейли и Керром в старые привычные термины анатомии.

Вторичная оболочка нормальных клеточных элементов древесины обычно состоит из трех слоев, отличающихся между собой характером лучепреломления: 1) относительно узкий наружный слой, 2) узкий внутренний слой и 3) промежуточный между ними слой различной толщины. На тонких точно ориентированных поперечных разрезах таких клеток, рассматриваемых в поляризованном свете между скрещенными николями, наружный и внутренний слои обнаруживают резкое двойное лучепреломление и блестят (за исключением положения затухания). Центральный промежуточный слой при тех же условиях темный или же значительио менее двулучепреломляющий. На продольных разрезах клеток получается обратная картина: промежуточный слой показывает интевсивиое двойное лучепреломление, а внутренний и наружный слои темные или лишь очень слабо блестят. Следовательно вторичная оболочка состоит из анизотропного

вещества, расположенного слоями, которые могут быть темными или блестящими в зависимости от плоскости сечения клетки или от угла, под которым оболочку рассматривают.

Узкие наружный и внутренний слои относительно постоянной толщины не только в клетках различных частей одного и того же растения, но и у растений различного систематического положения. Изменения в толщине вторичной оболочки обусловлены прежде всего колебаниями в мощности промежуточного слоя. Когда вторичная оболочка тонкая, как это бывает в трахеидах ранней древесины некоторых хвойных, внутренний и наружный слои так тесно приближаются друг к другу, что тонкий промежуточный слой невидим в поляризованном свете. Только лишь в очень тонких (3—7 μ) строго поперечиых разрезах клетки промежуточный слой более нли менее отчетливо заметен.

Однако отклонения от нормального трехслойного типа вторичной оболочки нередки. Так, некоторые толстостенные волокна либриформа и волокнистых трахеид не имеют ясно диференцированного внутреннего слоя, а некоторые другие элементы, наоборот, обладают более чем тремя слоями различной толщины и силы двулучепреломляемости. Оболочки многослойного анизотропного типа, встречающиеся относительно спорадически в либриформе и волокнистых трахеидах двудольных, представляют характерную черту волокон некоторых однодольных в стеблях их. На поперечных разрезах таких волокон, в поляризованном свете, узкие блестящие слои чередуются с широкими менее светлыми и даже темными.

Оптические свойства анизотропных слоев вторичной оболочки трахеидных элементов и волокон находятся в тесном соотношении с расположением полосатости и так называемой фибриллярной структурой, которая различима в клетках, подвергнутых ряду определенных химических и физических воздействий. Когда полосатость и фибрилли расположены параллельно или почти параллельно длинной оси анатомического элемента, слои будут темными на разрезе, нроизведениом под прямым углом к оси, и блестящими на продольных разрезах, а также с поверхности (исключая, конечно, четырех положений затухания). Интенсивность двулучепреломляемости варинрует на косо ироизведенных срезах, уменьшаясь по мере того как плоскость сечения приближается к истинно поперечному.

Когда же полосатость и фибрилли расположены приблизительно под прямым углом к длинной оси клетки, слой блестит на поперечном разрезе и с иоверхности и будет темным на продольном разрезе, который рассекает фибриллярную структуру.

Когда полосатость и фибрилли расположены улиткообразно и вследствие этого косо ориентированы по отношению к большой оси клетки, слой будет блестеть с поверхности, а также будет проявлять свойства большей или меньшей двулучепреломляемости как на поперечном, так и на продольном разрезах.

Сравнительно недавние исследования при помощи х-лучей и других физико-химических методов показали, что природная целлюлоза состоит из цепей глюкозных ангидридных остатков, которые связаны своими вторичными сродствами, образуя пространственную решетку определенного размера. Цепи целлюлозы распределены во вторичной оболочке не однородно, но собраны в анизотропные отдельности, бо́льшая ось которых направлена параллельно видимой полосатости и фибриллям.

Промежуточный слой вторичной оболочки нормальных анатомических элементов древесины некоторых тропических древесных двудольных

с крупным калибром элементов достигает радиальной ширины 15 μ. Поэтому у таких растений промежуточный слой представляет собой значительно большие удобства для изучения с большими увеличениями микроскопа, чем тонкие наружный и внутренний слои вторичной оболочки.

На рис. 10 изображено два фрагмента поперечного сечения древесины *Siparuna bifida* A. DC. Фрагмент *A* изображает участок среза древесины без предварительной обработки. Широкий промежуточный слой вторичной оболочки обнаруживает определенную неоднородность: он состоит из сложного рисунка анастомозирующих радиальных полосок. Такая полосатость или исчерченность ясно различима в неокрашенных срезах, монтированных в воде и других жидкостях различных показателей преломления. В белом проходящем свете иолосатость оптически двух типов, т. е. состоит из светлых и темных полос. Такие же светлые и темные полосы различимы и на продольно-тангентальном разрезе. Из всего этого очевидно, что промежуточный слой вторичной оболочкн в данных случаях состоит из тонких пластинок, имеющих или продольно-радиальное или спирально-радиальное (radio-helical) направления. Светлые полосы сильно двулучепреломляющие в поляризованном свете при соответствующем положении разреза, ориентирующем направление полос. Темные полосы нвляются темными или по крайней мере сравнительно изотропными во всех плоскостях рассматривания.

Оболочки незрелых клеток, еще не одревесневшие, имеют одинаковый рисунок и такую же диференциацию на полоски двух категорий двулучепреломляемости. Такими же свойствами структуры обладает и делигнифицированная оболочка, вообще обработанная для удаления гемицеллюлоз и других нецеллюлозных составных частей.

Подвергая свеже сделанный срез действию различных агентов, вызывающих разбухание оболочки (кислоты, щелочи, Cl-Zn-J и пр.), и тщательно контролируя ход реакций разбухания, можно добиться сильного расширения промежуточного слоя без серьезного изменения начального структурного рисунка (рис. 10, *B*). По мере того как иромежуточный слой расширяется, постепенно становятся видимыми тонкие детали структуры. Описываемые полоски или пластинки (lamellae) не являются разобщенными гомогенными отдельностями, а в свою очередь состоят из скоплений удлиненных разнородных (heterogenous) комплексов, различной степени тонкости, находящихся на границе микроскопической видимости.

Если промежуточный слой освободить от целлюлозы путем обработки 72°/₀ серной кислотой, то в так называемом лигниновом остатке сохраняются детали рисунка, свойственного разбухшему слою (рис. 10, *B*). Более светлый и тонкий остаток создает экспрессию хорошо очерченных палочек, обладающих двойным преломлением, тогда как более темный густой остаток этим снойством не обладает. Густая часть лигнинового остатка соответствует наиболее пористому компоиенту массы очищенной целлюлозы.

Структурный рисунок или узор промежуточного слоя не постоянен. Он значительно вариирует не только среди различных групп растений, но временами также и в гомологичных клетках одного и того же растения и даже различных местах в оболочке одной и той же клетки.

Наблюдения и произведенные энсперименты привели авторов к выводу, что промежуточный слой вторичной оболочки нормальных трахеид, волокнистых трахеид и либриформа во всех случаях состоит

Рис. 10. Разрезы волокнистой трахеиды. *А*—широкий неразбухший промежуточный слой вторичной оболочки исчерчен радиальными полосами. *В*—результат обработки оболочки 7,2% серной кислотой. Радиально исчерченый тонко сетчатый лигниновый остаток промежуточного слоя вторичной оболочки.

из сложной целлюлозной основы, с прочно сцепленными структурными отдельностями, и удлиненных, пронизывающих основную массу, промежутков.

Лигнин и другие нецеллюлозные компоненты могут отлагаться в этих продолговатых пронизывающих целлюлозную основу промежутках, создавая две непрерывные взаимно пронизывающие системы.

На этом мы и заканчиваем обзор работ Бейли. В своих исследованиях Бейли исходил из узко практических задач, выдвигаемых технологией древесины. Однако на базе удовлетворения запросов техники Бейли разработал ряд наиболее тонких вопросов анатомии. Разрешение этих вопросов требовало наряду с хорошо вооруженной методикой обширной и глубокой теоретической подготовки. Бейли как исследователь обладает и высокой микроскопической техникой и большими познаниями по филогении растений. В области филогении он много и плодотворно работает. Ему принадлежит выяснение многих сторон в деятельности камбия. Благодаря исследованиям Бейли мы теперь конкретно представляем себе своеобразный тип кариокинеза и цитокинеза, осуществляющийся в столь длинных клетках. Бейли указано на определенное различие в образовании перегородок, с одной стороны, в тангентальной плоскости (периклинальные перегородки), с другой — радиальной или наклонной к радиусу (антиклинальные перегородки). Перегородки первого типа обусловливают нарастание производных камбиальной деятельности в радиальном направлении. Перегородки второго типа — разрастание камбия по периферии стебля. Бейли подчеркнуто значение скользящего роста при периферическом разрастании стебля. Им обращено также внимании на своеобразие строения клеток камбия, являющегося активной меристемой, но в то же время состоящего из относительно толстостенных анатомических элементов. Кроме того, Бейли указал на сезонные изменения размеров и облика ядер в камбиальных клетках.

В дополнение к данным химии Бейли исследовал тонкое строение межклетной пластинки и вторичного утолщения оболочки клетки древесины.

Немало сделано также Бейли и для понимания истинной структуры и роли окаймленных пор. Им обнаружены совершенно неожиданные детали в строении так называемых сетчатых окаймленных пор, свойственных некоторым древесным двудольным.

В своих исследованиях Бейли пользовался громадными коллекциями знаменитого собрания древесных пород Arnold Arboretum. Несомненно богатое разнообразие материала имело немалое значение в успехе исследований Бейли. У нас в Союзе есть такое же богатое собрание мирового разнообразия различных культурных растений. Это Всесоюзный институт растениеводства (ВИР), руководимый академиком Вавиловым. Коллекциями ВИРа наш Союз может, по справедливости, гордиться.

Литература

Bailey. The preservative treatment of wood. 1. The validity of certain theories concerning the penetration of gases and preservatives into seasoned wood. Contributions from Laboratory of Wood Technology of the Harvard School of Forestry. № 1, 1—7, 1913. — Bailey. The preservative treatment of wood. 2. The structure of the pit membranes in the tracheids of conifers and their relation to the penetration of gases, liquids, and finely divided solids into green and seasoned wood. Contributions from Laboratory of Wood Technology of the Harvard School of Forestry. № 2, 1—9, 1913. — Bailey and Heald. Graded volume tables for vermont hardwoods. Forestry Quarterly 12, 1—21, 1914. — Shepard a. Bailey. Some observations on the variation in length of coniferous

fibers, Proc. of the Soc. of Amer. Foresters, 9, 522—527, 1914. — Bailey. The effect of the structure of wood upon its permeability. № 1. The tracheids of coniferous timbers. Amer. Railway Enginee Assoc. Bull. 174, 1—17, 1915. — Bailey. The structure of the bordered pits of conifers and its bearing upon the tension hypothesis of the ascent of sap in plants. Bot. Gaz. 62, 133—142, 1916. — Bailey a. Shepard. Sanio's laws for the variation in size of coniferous tracheids. Bot. Gaz. 60, 66—71, 1915. — Thompson a. Bailey. Are *Tetracentron, Trochodendron*, and *Drimys* specialized or primitive types? Memoirs of the New York Botanical Garden, 6, 27—32, 1916. — Prichard a. Bailey. The significance of certain variations in the anatomical structure of wood. Forestry Quaterly, 1—9, 1916. — Bailey a. Tupper. Size variation in tracheary cells 1. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. Proc. of the Amer. Acad. of Arts and Sci. 54, 149—204, 1918. — Bailey a. Thompson. Additional notes upon the angiosperms *Tetracentron, Trochodendron*, and *Drimys*, in which vessels are absent from the wood. Ann. of Botany, 32, 503—512, 1918. — Bailey. Structure development, and distribution of so-called rim or bars of Sanio. Bot. Gaz., 67, 449—468, 1919. — Bailey. Phenomena of cell division in the cambium of arborescent gymnosperms and their cytological significance. Proc. of the Nation. Acad. of Sci. 5, 283—285, 1919. — Bailey. The formation of the cell plate in the cambium of the higher plants. Proc. of the Nation. Acad. of Sciences, 6, 197—200, 1920. — Bailey. The significance of the cambium in the study of certain physiological problems. The Journ of Gener. Physiol., 2, 519—533, 1920. — Bailey. The cambium and its derivative tissues, II. Size variations of cambial initials in gymnosperms and angiosperms. Amer. Journ. of Botany, 7, 355—367, 1920. — Bailey. The cambium and its derivative tissues. III. A reconnaissance of cytological phenomena in the cambium. Amer. Journ. of Botany. 7, 417—434, 1920. — Bailey. The cambium and its derivative tissues, IV. The increase in girth of the cambium. Amer. Journ. of Botany, 10, 499—509, 1923. — Bailey. The cambium and its derivative tissues. VII. Problems in identifying the wood of mesozoic coniferae. Ann. of Botany. 47, 145—157, 1933. — Bailey. The cambium and its derivative tissues. VIII. Structure, distribution, and diagnostic significance of vestured pits in Dicotyledons. Journ. of the Arnold Arboretum, 14, 259—273, 1933. — Bailey a. Faull. The cambium and its derivative tissues. IX. Structural variability in the redwood, *Sequoia sempervirens*, and its significance in the identification of fossil woods. Journ. of the Arnold Arboretum, 15, 233—254, 1934. — Kerr a. Bailey. The cambium and its derivative tissues. X. Structure, optical properties and chemical composition of the so-called middle lamella. Journ. of the Arnold Arboretum, 15, 327—349, 1934. — Bailey a. Kerr. The visible structure of the secondary wall and its significance in physical and chemical investigations of tracheary cells and fibers. Journ. of the Arnold Arboretum, 16, 273—300, 1935.

В. М. МАШАТИНА

Прибор для определения встречаемости и покрытия при изучении водной растительности

Из работ Бородинской биологической станции

С 5 рисунками

(Получено 8/II 1936)

При стационарном изучении высшей водной растительности, поставленном Бородинской биологической станцией на озерах Кончезерской группы в Карелии, нам пришлось столкнуться с определением встречаемости видов в группировках водных растений.

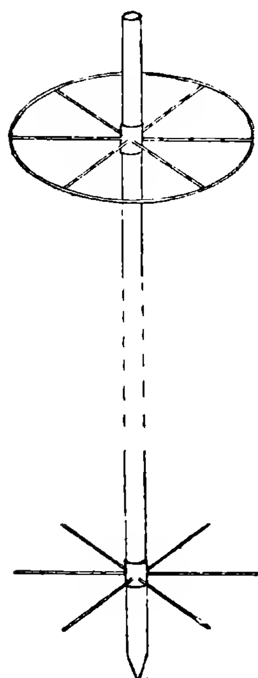


Рис. 1. Общий вид прибора. Черные полоски на „радиусах" обозначают каждые 10 см.

Abb. 1. Allgemeine Ansicht des Apparats. Die schwarzen Streifen auf den Radiusen bedeuten jeder 10 cm.

Обычные приемы для этого оказались мало пригодны. Пользоваться прибором, предложенным Раункиером, оказалось невозможным вследствие того, что высокие растения, как погруженные в воду, так и возвышающиеся над ней, и растения, имеющие плавающие листья, не позволяют поворачивать этот прибор вокруг его оси. Опускать на дно квадратные или круглые рамки также нельзя, так как эти рамки, задевая краями за листья или стебли водных растений, прижимают их ко дну и они закрывают площадку. Выправлять же их из рамки, особенно на больших глубинах (2—4 м), очень трудно и требует много времени. Рамки можно употреблять только на небольших глубинах и в группировках невысоких растений.

Для определения встречаемости при наших работах мы пользовались прибором, который состоит из следующих частей: шеста с заостренным концом и двух подвижных муфт с „радиусами", укрепляющихся на шесте винтами (рис. 1). Каждая муфта состоит из полого металлического цилиндра с толщиной стенки 0,5—0,7 см, высотой 2—3 см и полостью, равной диаметру шеста (желательно не более 2,5 – 3 см). На равном расстоянии по окружности муфты делается шесть гнезд с нарезками, в которые ввинчиваются „радиусы". Для „радиусов" берется крепкая негнущаяся проволока или металлические трубки диаметром 0,5 см. Длина

их зависит от величины площадок — для площадок в 1 м^2 длина „радиуса" будет равной 56,4 см; в 0,5 м^2 — 39,9 см; в 0,1 м^2 — 17,8 см; в 0,01 м^2 — 5,6 см. При расчетах длины „радиуса" необходимо принимать во внимание радиус самой муфты, на величину которого соответственно уменьшится „радиус" площадки.

„Радиусы" составляются из нескольких частей. Это необходимо для того, чтобы, не делая большого количества муфт, можно было брать площадки разных размеров. В местах сочленений их делаются винтовые нарезки. Для лучшей видимости в воде „радиусы" и муфты должны быть окрашены эмалевой краской в белый цвет. На „радиусах" черной краской делаются метки в виде полосок шириной 3 мм через каждый сантиметр и шириной 0,5—1 см через каждые 5—10 см.

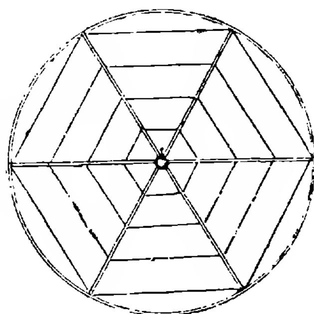


Рис. 2. Верхняя муфта с 6 радиусами, со шнурками между радиусами и с проволочным кругом.

Abb. 2. Obere Muffe mit 6 Radiusen, dieselben miteinander verbindenden Fäden und Drahtring.

К концам „радиусов" верхней муфты приделывается проволочный круг, а метки, расположенные на растоянии 10 см друг от друга, соедняются шнурками, для чего на „радиусах" приделываются петли (рис. 2).

К нижней муфте приделываются только „радиусы" без проволочного круга (рис. 3).

Шест берется деренянный диаметром не более 2,5—3 см, или вместо него очень удобно употреблять штанги от бура Гиллера. Длина шеста берется в зависимости от глубины воды.

Одна из муфт закрепляется на нижнем конце шеста, на расстоянии, которое зависит от характера грунта—на мягких грунтах более вы-

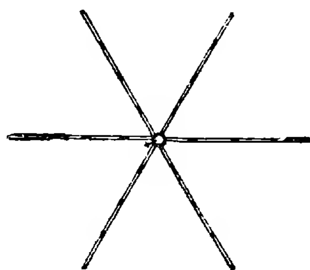


Рис. 3. Нижняя муфта с 6 металлическими радиусами, окрашенными белой краской.

Abb. 3 Untere Muffe mit 6 metallenen weiss angestrichenen Radiusen.

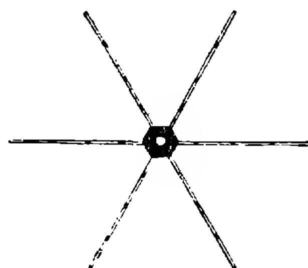


Рис. 4. Вид деревянной муфты.

Abb. 4. Ansicht der hölzernen Muffe.

соко, и почти на конце—на твердых. Вторая муфта закрепляется у поверхности воды и нужна, главным образом, тогда, когда на площадке имеются растения с плавающими листьями.

В тех случаях, когда нет возможности муфты и „радиусы" сделать металлическими, их можно сделать деревянными. Для этого берется деревянная шестигранная муфта высотой 5 см, с толщиной стенки не более 2—2,5 см. (рис. 4).

Муфта должна плотно держаться на шесте, но легко по нему передвигаться. На углах муфты проделываются отверстия для „радиусов". „Радиусы" можно сделать или из крепкой проволоки или из тонких деревянных палочек. Деревянные „радиусы", как показал опыт, очень быстро ломаются и требуют частой замены (после взятия 25—20 площадок в сравнительно негустой заросли). Лучшим материалом для них являются корзиночные ивы.

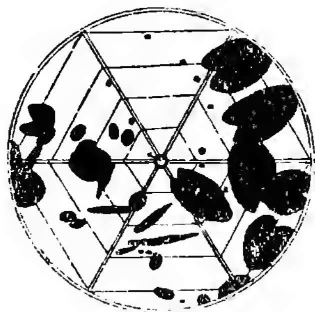


Рис. 5. Распределение 1-го и 2-го ярусов растительности на площадке в 0,5 м² в группировке *Scirpus lacustris* + *Nuphar luteum*. Зарисовка сделана 20/VIII 1935 г. на оз. Кончезере. На рисунке листья: *Nuphar luteum* Sm., *Nymphaea candida* Presl., *Potamogeton natans* L., *Polygonum amphibium* L., var. *aquaticum Leyss.*; точками обозначены: *Scirpus lacustris* L. и *Equisetum heleocharis* Ehrh.

Abb. 5. Verteilung der ersten und zweiten Vegetationsschicht auf einem Areal von 0,5 cm² in der Gruppierung *Scirpus lacustris*+*Nuphar luteum*. Gezeichnet 20/VIII 1935 auf dem Kontschesero See. Auf der Abbildung die Blätter von *Nuphar luteum* Sm., *Nymphaea candida* Presl, *Potamogeton natans* L., *Poligonum amphibium* L. var *aquaticum* Leyss; mit Punkten sind bezeichnet: *Scirpus lacustris* L. und *Equisetum heleocharis* Ehrh.

Нижняя муфта дает возможность учета и подсчета растений, произрастающих на исследуемой площадке, верхняя дает возможность судить о степени покрытия поверхности воды плавающими листьями растений и облегчает определение, плавают ли здесь листья растений, укоренившихся на данной площадке, или же растущих вне ее.

Кроме учета и подсчета числа растений этим прибором удобно пользоваться для определения истинного и проективного покрытия, зарисовывая при этом распределение растений разных ярусов (рис. 5), затем для определения расстояния между побегами растений, пользуясь для этого метками на радиусах; поднимая нижнюю муфту, можно определять сомкнутость ярусов на разных высотах.

Лодка, при работе с прибором, привязывается к кольям или укрепляется на якоре. При опускании прибора необходимо слегка пошевеливать им и следить за тем, чтобы радиусы проходили между растениями. Верхняя муфта укрепляется после того, как прибор устанавливается на дне. Белые „радиусы" нижней муфты хорошо видны на дне и ясно обрисовывают площадку, на которой производится учет. В тех случаях, когда глубина затрудняет видимость мелких растений на дне, рекомендуется в некоторых из секторов площадки брать пробы альгологической вилкой.

В особенно густых и высоких группировках водных растений (тростника, камыша, рогоза) пользоваться верхней муфтой с кругом и шнурками бывает очень трудно; тогда приходится брать муфту подобную нижней, и установив ее — натянуть шнурки.

В группировках мелких растений, очень густо покрывающих дно (элодея, мелкие рдесты и др.), прибором для учета их пользоваться нельзя, так как погружаясь между растениями, „радиусы" закрываются ими. Также нельзя им пользоваться и в водоемах с малой прозрачностью воды.

V. M. MASCHATINA

Ein Apparat zur Bestimmung der Frequenz und des Deckungsgrades bei Erforschung der Wasservegetation.

Aus den Arbeiten der Biologischen Borodin-Station

Zusammenfassung

Ein Apparat wird beschrieben, dessen Gesamtansicht und Einzelheiten auf Abb. 1, 2, 3 und 4 dargestellt sind. Mit Hilfe dieses Apparats lassen sich die Frequenz, der Projektiv-und wahre Deckungsgrad (Abb. 5), die Abundanz, die Anzahl der Sprosse, der Abstand zwischen denselben und die Geschlossenheit der Pflanzen in verschiedener Tiefe bestimmen. Es werden Angaben darüber gemacht, in welcher Weise der Apparat unter verschiedenen Verhältnissen zu benutzen ist.

РЕФЕРАТЫ

В. П. Малеев. Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы *Robur* I и II (с 3 картами). Ботанический журнал СССР, т. 20 (1935), № 2, стр. 157—177; там же, № 3, стр. 292—321

Эта работа заслуживает большого внимания и дает ценные материалы для познания дубов Кавказа.

В прежнее время ряд исследователей кавказской флоры дал множество работ по дубам Кавказа. Таковы исследования Коха, который дал интересную схему географического распространения кавказских дубов, описание целого ряда новых видов Стевена, монография дубов Кавказа Медведева, очень важные работы Котчи, Буассье, Декандолля, ценная работа Ю. Н. Воронова и др. Эти исследователи уделяли много внимания выяснению видов рода *Quercus* в составе кавказской флоры.

Из всех древесных пород едва ли не наибольшее внимание было посвящено на Кавказе именно дубам. Несмотря на это, все эти работы прежних авторов не дают полной картины систематики, географии и генезиса кавказских дубов. И потому следует приветствовать стремление Малеева затронуть впервые вопрос о генезисе дубов Кавказа. Автор обработал дубы для „Флоры СССР" и ему „представилось целесообразным дать особый очерк дубов Кавказа в их систематическом, географическом и генетическом отношении, т. е." — как указывает он — „всего того комплекса вопросов, который до сих пор оставался почти без внимания исследователей". Таковы обещания автора.

Однако в тех работах, которые указаны самим автором, затрагивается, как систематика, так и география дубов Кавказа, и не прав В. П. Малеев, претендуя на то, что он первый дает обзор „всего комплекса вопросов" для изучения дубов Кавказа. Немало внимания и прежних исследователей было посвящено этим вопросам в применении к дубам Кавказа.

Правильно, и мы вполне согласны с автором, что в старых работах далеко не разрешается во всем объеме вопрос о кавказских дубах, и потому автор своевременно взялся за обзор дубов Кавказа. После специального пересмотра работы автора мне хотелось бы указать на некоторые недостатки, которые имеются в его работе:

1. Автор приводит для Кавказа 17 видов рода *Quercus*: *Q. castaneaefolia* CAM., *Q. macranthera* F. et M., *Q. araxina* (Trautv.) Grossh., *Q. dschorochensis* C. Koch, *Q. pontica* C. Koch, *Q. Hartvissiana* Stev., *Q, robur* L., *Q. pedunculiflora* C. Koch, *Q. imeretina* Stev., *Q. longipes* Stev., *Q. erucaefolia* Stev.. *Q. iberica* Stev., *Q. hypochrysa* Stev., *Q. sessiliflora* Salisb., *Q. lanuginosa* Lam., *Q. longifolia* Koch и *Q. Kozlovskyi* Woron.

Для обработки кавказских дубов автор пользовался литературой и гербарным материалом Ботанического института Академии Наук СССР (БИН) в Ленинграде, откуда он установил эти 17 видов рода *Quercus* на Кавказе.

Я не могу согласиться с автором, что на Кавказе растут 17 видов р. *Quercus*. На основе нашего исследования и обработки обширных гербарных материалов в гербариях Кавказского отдела БИНа в Ленинграде, БИНа Грузфилиала Ак. Наук, Ботанического музея Грузии, Ленинградского университета, Ленинградской лесотехнической академии и попутно личных наблюдений из 17 видов, приводимых В. П. Малеевым, два вида *Q. Kozlovskyi* Woron. и *Q. longifolia* нужно исключить из флоры Кавказа. *Q. Kozlovskyi* был выделен, но не описан Ю. Н. Вороновым как новый вид по экземплярам, собранным В. Л. Козловским около Тифлиса в Белом Ключе, и условно назван в честь собирателя. А. А. Гроссгейм привел его в своем определителе „Флора Кавказа" без критического обоснования, и В. П. Малеев повторно приводит этот вид для Кавказа.

Единственный экземпляр *Q. Kozlovskyi*, который имеется в гербарии Кавказского отдела БИНа, порослевого происхождения и следовательно неполноценен.

Малеев, пересматривая этот вид, указывает, что „для его точного определения требуется дальнейшее изучение" и потом дает описание этого вида. Мы думаем, что автор, описывая этот вид, не учел того обстоятельства, что по одному экземпляру, особенно порослевому, невозможно устанавливать вид, так как по таким единичным экземплярам можно установить не только 17 видов, а сотни видов.

2. Второй вид из рода *Quercus*, *Q. longifolia* на Кавказе не встречается. Этот вид Кохом несомненно смешивался с *Q. dschorochensis* Koch.

Описание *Q. dschorochensis* Koch совпадает с описанием *Q. longifolia* Koch.

Q. dschorochenis Koch	Q. longifolia Koch
1. Древовидный кустарник	1 Кустарник
2. Ветки голые	2. Ветки голые
3. Почки овальные	3. Почки овальные или овально-продолговатые
4. Чешуи округлые	4. Чешуи округленные
5. Листья продолговатые, голые, жесткие.	5. Листья продолговатые или линейно-продолговатые, голые, жесткие
6. Струговидно-лопастные	6. Струговидно-лопастные
7. Лопасти волнистые	7. Лопасти волнистые
8. Плоды по 2-3-4, скученные на очень коротких цветоножках, боковые или верхушечные; плюска на верхушке заключает жолудь.	8. Плоды по 2-3-4, скученные, на очень коротких цветожках, боковые или верхушечные; плюска на верхушке заключает жолудь

Сравнивая описание *Q. longifolia* Koch с описанием *Q. dschorochensis* Koch, мы видим, что признаки последнего мало отличаются от признаков *Q. longifolia* Koch. *Q. longifolia* Koch можно считать разновидностью или формой *Q. dschorochensis* Koch, так как нет характерных различий, чтобы можно было считать его особым видом.

На тождественность этих видов указывают также ареалы их распространения; приоритет же принадлежит названию *Q. dschorochensis* Koch.

3. Непонятно, почему автор рассматривает как отдельные виды *Q. armeniaca* Kotschy и *Q. Hartvissiana* Stev., не имея соответствующих материалов, кроме литературных указаний Голицына, который *Q. armeniaca* Kotschy приводит для Кавказа. Малеев считает это обоснованным. Сравнивая эти виды, он говорит: „*Q. armeniaca* Kotschy растет в условиях более засушливого климата и соответственно этому обладает ясными чертами ксероморфизма; листья его несколько мельче, чем у *Q. Hartvissiana* Stev. до 10 см длины, более плотной, почти кожистой консистенции, с короткими более широкими и тупозакрученными лопастями. Пластинка листа, сверху и особенно снизу ясно выраженной буроватой окраски, характерно наличие у этого вида очень слабых и немногих, но все же ясно видных интеркалярных жилок, иногда доходящих до края пластинки листа. Чешуи плюски совершенно такие же, как у *Q. Hartvissiana* Stev.; обычно жолуди на плодоножке и они более мелкие, чем у *Q. Hartvissiana* Stev.

Неизвестно, чем пользовался автор, сравнивая эти виды, потому что все гербарные материалы им самим определены как *Q. Hartvissiana* в Кавказском и Общем отделе БИНа в Ленинграде.

Мы считаем, что пока нет достаточных материалов для выделения *Q. armeniaca* Kotschy, как особого вида, и вопрос о распространении *Q. armeniaca* на Кавказе поэтому неразрешенным.

Малеев определенно не мог разграничить эти два вида. Количественные различия не совсем достаточны для выделения особого вида. Предполагаем, что *Q. armeniaca* Kotschy, описанный впервые Котчи, спутан с *Q. Hartvissiana* Stev., о чем свидетельствуют очень близкие и сходные описания этого вида у Котчи с описанием *Q. Hartvissiana* Стевена. Итак пока приходится считать *Q. armeniaca* синонимом *Q. Hartvissiana* Stev.

4. Малеев неправильно сближает два между собой различные вида *Q. dschorochensis* Koch и *Q. araxina* (Trautv.) Grossh. Автор, сближая эти два вида, почему-то не предусматривает того, что *Q. dschorochensis* Koch более сформировался и далеко отошел от группы *Galliferae*, а *Q. araxina* (Trautv.) Grossh. сохранил более примитивные типичные признаки своей подсекции. Правильно отмечает автор, что центр их формирования находится в Малой Азии, но ареалы их распространения в настоящее время безусловно различны, и вместе с этим эти виды хорошо отличаются друг от друга.

Q. araxina наиболее полиморфный вид из всех кавказских видов рода *Quercus*. Он отличается от *Q. dschorochensis* приостренными зубцами менее кожистых сравнительно пушистых листьев на более длинных черешках. Плоды у него на более длинных ножках и жолуди более удлиненные.

Эти признаки вполне достаточно говорят о различии видов.

5. Далее считаем необходимым указать автору, что во время обработки вида *Q. robur* он не учел вопроса, выдвинутого еще Ю. Н. Вороновым, об идентичности кавказского *Q. robur* с типичным западноевропейским *robur*.

Размер рецензии ставит нас в определенные рамки, но отметим, что правильно приводился не только для Кавказа, но и для всего Союза *Q. pedunculata* Ehrh., а не *Q. robur* L. (об этом я буду высказываться в отдельной статье).

6. Напоминаем автору о его обещании дать новые обоснования географии дубов Кавказа — как он указывал, „несколько уточнить те ареалы распространения дубов на Кавказе, которые были даны Ю. Н. Вороновым". Далеко не разрешен, например, вопрос о границе распространения *Q. sessiliflora* Salisb. Ее следовало бы отодвинуть более на север. По Малееву *Q. iberica* Stev. в Гандже разграничен с *Q. hypochrysa* Stev., тогда как на самом деле эти два вида занимают общий ареал; *Q. imeretina* в Абхазию не заходит.

Q. macranthera F. et M. распространен в западной части Сванетии по Сосновскому и по работам экспедиции Грузфилиала Академии Наук, чего Малеев не указывает.

7. И, наконец, отметим, что составленная автором таблица для определения Кавказских видов рода *Quercus* не достаточно ясна и определять по ней довольно затруднительно.

Заканчивая наши замечания о реферируемой работе, отмечаем, что несмотря на некоторые недостатки, работа это несомненно ценная и дает научные обоснования к разрешению запутанных вопросов, касающихся дубов Кавказа.

Ленинград

Ботанический институт Академии Наук СССР

6/I 1936

А. Д. Лордкипанидзе

ХРОНИКА

ОТЧЕТ ГОСУДАРСТВЕННОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ЗА 1935 г.

В отчетном году продолжалось восстановление работы Общества на основе нового утвержденного устава. Первой задачей нового правления было установление связи с прежними членами Общества, привлечение их и новых членов к работе в Обществе. К 1 января 1936 г. зарегистрировано в установленном порядке 240[1] членов Общества. Число их увеличивается непрерывно. Иногородних членов Общества 109, ленинградских 131 чел.

Для выяснения запросов к Обществу со стороны его членов и для самоопределения последними своей работы в Обществе было разослано, а также напечатано в нескольких книжках Ботанического журнала СССР особое „обращение", на которое, к сожалению, члены Общества не реагировали должным образом.

Письменные сношения с иногородними ботаниками были по вопросам ботанических стационарных исследований.

Связи между членами Общества содействовали проведенные Обществом открытые собрания для заслушания и обсуждения научных докладов.

С января 1935 г. при Обществе начала работать постоянная комиссия по стационарным ботаническим исследованиям. С декабря 1935 г. восстановилась при Обществе секция микологии и фитопатологии.

Всех научных собраний (со времени выбора нового правления Общества в ноябре 1934 г.) до 1 января 1936 г. состоялось 10, на которых заслушаны и обсуждены 21 доклад.

В этом числе общих собраний было 4 с 12 докладами:

21/XI — Акад. Комаров В. Л. Экскурсии по восточному Средиземью Франции.

Лавренко Е. М. О возрасте псаммо-эндемизма на юге Европейской части СССР.

Перфильев И. А. (Архангельск). О флоре Северного края.

27/XII — Акад. Любименко В. Н. О физиологических основах наследственности окраски пластид.

Городков Б. Н. Наблюдения над растительностью побережья Чукотского полуострова.

9/II Гавеман А. В. Аэрофотосъемка и ее роль в деле изучения СССР.

Стеклова М. Л. Опыт геоботанического дешифрирования аэрофотосъемки в Малых Балханах.

Самойлович Г. Г. Рельеф Горной Шории по аэрофотоснимкам.

Городков Б. Н. Роль авиации в геоботанической съемке на крайнем Севере.

23/IV — Данилов А. Н. Качество света как фактор, определяющий отношение водорослей к температуре и лучистой энергии (к механизму фотосинтеза).

Яковлев М. С. Онтогенез основных типов льна.

Шенников А. П. О монографическом изучении таксономических единиц растительности.

Постоянная комиссия по стационарным ботаническим исследованиям имела 5 заседаний для обсуждения 7 докладов:

19/I — Шенников А. П. Задачи стационарной комиссии в деле организации стационарной ботанической работы.

4/II — Марков М. В. (Казань). К вопросу изучения пастбищ (из результатов стационарных исследований Казанской зоотехнической станции).

13/II — Шенников А. П. Задачи и методика фенологического исследования фитоценозов.

[1] Не считая членов Общества, не выславших ныне введенную регистрационную анкету, но вступивших в Общество еще до регистрации.

19/III — Полянская О. С. Результаты стационарной геоботанической работы Кольской экспедиции Ботанического института Академии Наук СССР в 1934 г.

Миняев Н, А. (Кировск). Стационарное изучение растительности Полярно-Альпийского ботанического сада в 1934 г.

11/V — Саверкин А. П. (Владивосток). Луга южного Приморья ДВК (по материалам стационарных исследований Дальне-восточного филиала Академии Наук СССР (ДВФАН) в 1932—1933 гг.

Рябова Т. И. (Владивосток). Кормовые растения пастбищ пятнистого оленя (материалы стационарных исследований ДВФАН в 1933—1934 гг.).

Секция микологии и фитопатологии имела одно собрание (7/XII) с докладом Н. А. Наумова по программным вопросам и А. П. Шенникова — по организационным вопросам.

Несмотря на обилие научных собраний в учреждениях, с которыми связаны члены Общества, заседания Общества были довольно многолюдны. В них принимали участие и иногородние ботаники, а также студенты и аспиранты.

Некоторые собрания были организованы как совместные с другими учреждениями и организациями: с отделением физической географии Географического Общества, с фенологической комиссией Географического Общества, с Геоботаническим отделом Ботанического института Академии Наук СССР.

По инициативе Ботанического общества, поддержанной Институтом аэрофотосъемки и Географическим обществом, было организовано обсуждение вопросов, связанных с ролью ботаников и других натуралистов в деле расшифровки аэрофотоснимков и изучения страны этим путем. После дискуссии на общем собрании и после нескольких открытых заседаний временной комисии было сделано предложение об учреждении при Географическом обществе постоянной комиссии по аэросъемке и выработана тематика ее работы. Это предложение одобрено Ботаническим и Географическим обществами, и комиссия организована при Географическом обществе.

В период перед Международным ботаническими конгрессом (Амстердамским) состоялось одно собрание временной комиссии Ботанического общества по подготовке к конгрессу.

О текущей работе общества печатались сообщения в Ботаническом Журнале СССР.

В ноябре состоялось обследование Общества Городским комитетом ВКП(б) и Секции научных работников (СНР). Ленинградское областное бюро СНР в своем постановлении по докладу Ботанического общества отметило недостатки работы общества в том числе немногочисленность членов Общества как признак слабого вовлечения в общество ботаников СССР и даже ленинградских, а затем — отсутствие широкой популяризации работы Общества. При этом указывалось на необходимость развернуть работу по увеличению числа членов Общества, на различные формы популяризации Общества и на формы связи его с колхозами, совхозами, предприятиями, вузами и пр. Вместе с тем Областным бюро СНР постановлено поддержать обращение Общества в Наркомпрос о необходимости увеличения листажа и тиража „Ботанического журнала СССР“ и о бесплатной передаче до 500 экз. этого журнала Ботаническому обществу.

Необходимо особо отметить, что в 1935 г. (как и в 1933—1934 гг.) Ботаническое общество не получало никаких субсидий и не имело ни одного платного сотрудника, что, несомненно, ограничивало работу общества.

Ученый секретарь
Государственного Ботанического общества

А. Шенников

Ответственный редактор *В. Л. Комаров*
Технический редактор *Л. М. Кричевская*

Сдано в производство 14/V 1936 г.
Подписано к печати 1/VII 1936 г.

Ленинградский горлит № 15112 Заказ № 1358
Медгиз 51/л. Тираж. 2 700. печ. л. 8 авт. л. 10,25

Типогр. зн. 55440. Формат бумаги 72×110 см.

Тип. «Коминтерн» и шк. ФЗУ им. КИМа. Ленинград, Красная, 1.

Членам Государственного Ботанического Об-ва

Задача Государственного Ботанического Общества — объединение ботаников СССР для содействия развитию ботанических дисциплин в соответствии с задачами социалистического строительства.

Для этого необходимо деловое сотрудничество членов Об-ва и осуществление такой программы работ, которая удовлетворяла бы запросы к Об-ву со стороны членов его и всех лиц и учреждений, заинтересованных в развитии ботанических наук и в выполнении ими служебной роли в соцстроительстве.

В целях установления деловой связи с членами Об-ва для совместного построения и осуществления программы Об-ва, Государственное Ботаническое Об-во обращается к Вам с просьбой высказаться, в письменной форме, по следующим основным вопросам.

1. Какие запросы имеются у Вас к Ботаническому Об-ву и чем, по Вашему мнению, оно может быть полезным для Вас и для развития ботанических наук.

2. В какой форме желаете Вы принять участие в работе Ботанического Об-ва в 1936 г.? (Участие в консультационной работе Об-ва; в пропаганде ботанических знаний, в информации Об-ва о своей научной и научно-общественной деятельности; в объединении ботаников Вашего города, Вашего учреждения, Вашей специальности — в интересах Об-ва; в пополнении библиотеки Об-ва пожертвованием своих работ и дублетов из своей библиотеки; в написании для Ботанического Журнала СССР — органа Об-ва — обзорных и критических рефератов; в представлении для него же сведений для отдела научной и научно-общественной хроники; в содействии работе Об-ва по развитию стационарных полевых исследований; в представлении своих работ на собраниях Об-ва и т. д.) ....

....

....

....

....

Ответы прошу переслать по адресу: Ленинград, 1. Демидов пер., 8-а. Гос. Ботан. Общество. Ученому секретарю Об-ва П. Шенникову.

Президент Об-ва академик ***В. Комаров***

Цена 2 р. 50 к.

ОГИЗ—БИОМЕДГИЗ—ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

О[illegible] [illegible]ИСКА на второе полугодие 1936 года

БО[illegible]КИЙ ЖУРНАЛ СССР

(Журнал Русского Ботанического Общества)

издаваемый УПРАВЛЕНИЕМ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР и БИОМЕДГИЗОМ

Программа журнала: 1) оригинальные статьи по всем отраслям ботаники на русском языке, с франц., немецк. или английск. резюме, 2) флористические заметки, 3) обзоры по отдельным научным вопросам, 4) рефераты новых русских и важнейших иностранных работ, 5) критико-библиографические обзоры учебников и учебных пособий для университетов, 6) хроника научной жизни, 7) личные известия.

Редакционный комитет: ***В. В. Алехин (Москва), Г. Г. Боссэ (Москва), Н. А. Буш, акад. В. Л. Комаров, Л. И. Курсанов (Москва), акад. В. Н. Любименко, акад. А. А. Рихтер, С. В. Солдатенков, В. Н. Сукачев, В. А. Траншель, А. П. Шенников, Е. И. Штейнберг.***

Отв. редактор академик ***В. Л. Комаров.***
Отв. секретарь ***Е. И. Штейнберг.***

Адрес редакции: **Ленинград 1, Демидов переулок, 9-а.**

Выходит 6 книг в год.

Подписная цена на год 15 р., на 6 мес.—7 р. 50 к.

Avis de la rédaction: à partir de 1932 le Journal Botanique de l'URSS est la suite du Journal de la Société Botanique de Russie. Les articles originaux sont accompagnés d'un résumé en langue étrangère.

Adresse: Léningrad 1, Démidoff péréoulok, 8-a.

Подписка принимается отделениями, киосками, уполномоченными КОГИЗа (Книгоцентра), Союзпечатью и всюду на почте.
◆ Тираж ограничен. ◆ В розницу журнал не поступает. ◆